ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 75

8

АВГУСТ



„НАУКА"
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1990

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. И. Головкин, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орёл, К. М. Сытник, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, N. I. Karayeva, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrishvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, H. H. Trass

Зав. редакцией *И. Ю. Князева*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Л. З. Маркова, Л. Б. Наместникова* и *М. К. Одинокова*

Сдано в набор 8.05.90. Подписано к печати 26.09.90. Формат бумаги 70×100[1]/16.
Бумага офсетная № 1. Гарнитура обыкновенная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.
Усл. кр.-отт. 13.32. Уч.-изд. л. 16.24. Тираж 2195. Тип. зак. 392. Цена 1 р. 90 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение.
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 350-73-36.

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука».
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

© Всесоюзное ботаническое общество
Ботанический журнал, 1990 г.

УДК 581.5

©

И. В. Каратыгин

КОЭВОЛЮЦИЯ ГРИБОВ И РАСТЕНИЙ: ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ

I. V. KARATYGIN. THE COEVOLUTION OF FUNGI AND PLANTS: ECOLOGICAL AND PHYLOGENETIC CONSEQUENCES

С позиции симбиогенезиса рассматриваются факты и гипотезы, свидетельствующие о глубоком воздействии грибов на историческую судьбу высших растений. Древний симбиоз грибов и водорослей явился важнейшей предпосылкой для возникновения сосудистых растений и сыграл решающую роль в освоении растениями суши. Приводятся свидетельства о влиянии микобионта на оформление структурного облика первых сосудистых растений. На таксономическую и экологическую дифференциации растений оказали воздействие представители важнейших трофических групп грибов — симбиотрофы, сапротрофы и паразиты. Палеоботанические данные указывают на активную деятельность грибов в экосистемах прошлого, в частности в качестве деструкторов растительного материала, а также стабилизаторов растительных сообществ.

Представители двух царств органического мира — растения и грибы, важнейшие компоненты прошлых и современных экосистем, — прошли исторически длительный период совместного развития. Эти группы организмов, обладая принципиальными различиями как по морфофункциональной организации, так и по роли, которую они играют в биосферных процессах (автотрофы и гетеротрофы, продуценты и редуценты), оказались тесно взаимосвязанными в своей жизнедеятельности со времени возникновения. В связи с этим можно говорить о сопряженном, или тандемном, развитии грибов и растений. К настоящему времени около 80 тыс. видов грибов в той или иной степени связаны с жизнедеятельностью около 280 тыс. видов сосудистых растений. Филогенетические и экологические последствия коэволюции грибов с растениями обнаруживаются как в исторической ретроспективе, так и при анализе симфизиологических связей этих организмов в современных экосистемах.

Сравнительно недавно было привлечено внимание к планетарному значению грибов в биосферных процессах прошлого. Данные палеоэкологии и палеомикологии все более проясняют значение грибов в переломные моменты эволюции органического мира: в происхождении наземных растений, освоении ими суши, стабилизации и дифференциации растительных сообществ, а также в формировании палеопочв и процессах седиментации.

В отличие от сопряженной эволюции грибов и растений коэволюция животных и растений, по-видимому, не имеет столь древнего происхождения. Возникновение глубоких взаимосвязей между животными и растениями с точки зрения палеобиологии — событие сравнительно недавнее. В частности, фитофагия возникла спустя 70 млн. лет после появления сосудистых растений (Southwood, 1985). До появления в мелу цветковых практически не было растений, размножающихся или расселяющихся при помощи животных (Мейен, 1987). Вместе с тем следы повреждающего воздействия артропод на риниофиты заметны уже в самые ранние периоды освоения ими суши (Kevan et al., 1975). Вопросы взаимоотношений представителей царств Animalia—Plantae и Mycetalia— Animalia в ходе биогенеза заслуживают самостоятельного рассмотрения. Цель

настоящей статьи — обобщение фактов и гипотез, появившихся преимущественно в последнее время и касающихся коэволюции грибов и растений, а также филогенетических и экологических ее последствий.

Возникновение грибов в качестве особого ствола, независимого от растений и животных, относится еще к самому раннему докембрию. При этом основные направления развития этих трех стволовых линий развития организмов были заложены, по-видимому, уже в эволюции предбиологических систем (Соколов, 1976). Грибы имеют наиболее примитивный план строения клетки среди эвкариотов (Cavalier-Smith, 1981; Васильев, 1985). Примитивность ультраструктурных черт грибной клетки согласуется с самым древним (или одним из древнейших) нахождением ископаемого эвкариотического организма с абсорбтивно-гетеротрофным типом питания, по-видимому, грибной природы. Это дрожжеподобный организм с гифальными структурами, покрытыми рубцами от бластических конидий (Pflug, Klopotek, 1978; Pflug, Jaeschke-Boyer, 1979). В докембрийских стромателитах возрастом 1.3 млрд. лет выявлены грибные организмы — предположительно дрожжевые и мукоровые (Тимофеев, 1982). Имеются и другие документированные свидетельства о наличии грибов в докембрии (Tyler, Barghoorn, 1954; Schopf, 1968, и др.). Вместе с тем обоснованны призывы с осторожностью относиться к атрибуции этих докембрийских организмов (Stubblefield, Taylor, 1988).

Согласно общей концепции симбиогенезиса, уже на заре органической жизни проявилась способность живых организмов вступать между собой в разнообразные биологические союзы. Одним из таких союзов, имеющим древнее происхождение, являются довольно обычные ассоциации между водорослями и грибами (Ahmadjian, 1982, 1987). Связи между этими организмами варьируют по устойчивости и степени интегрированности партнеров. Примером константного типа связи (микофикобиоза) может служить современная облигатная ассоциация бурой водоросли *Ascophyllum nodosum* (L.) Jol. с грибом *Mycospaerella ascophylli* Cotton. В этой ассоциации гифы гриба растут межклеточно и формируют аскокарпы в рецептакулах водоросли. Подобная ассоциация носит скорее мутуалистический, чем антагонистический характер, поскольку молодые спорофиты *A. nodosum* не способны развиваться при отсутствии их инфекции грибом. Гриб, кроме того, позволяет водоросли переживать подсушивание при длительных морских отливах (Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979). Подобные симбиотические связи между водорослями и грибами в прошлом могли иметь большое эволюционное значение.

К настоящему времени накапливается все больше свидетельств того, что важнейшие события биосферы — выход растений на сушу и последующее «растекание живого вещества» по ее поверхности — осуществились во многом именно благодаря эволюционным симбиотическим союзам грибов с предковыми формами сосудистых растений. Эти события тем более значимы, что колонизация суши растениями и грибами происходила одновременно с ускоренными процессами их таксономической диверсификации. C. Jeffrey (1962) впервые предположил, что именно симбиотическая ассоциация гриба и водоросли сыграла существенную роль в становлении наземной флоры в условиях засушливых местообитаний. В отличие от другой древней и более прочной симбиотической ассоциации между водорослью и грибом — лишайниковой, в которой гриб оказывается доминирующим партнером и определяет форму таллома, в гипотетической «ассоциации Джеффри» доминирующая роль принадлежит водоросли. В этой модели разнонитчатая многоосевая зеленая водоросль обеспечила достаточную абсорбцию и более эффективную транслокацию метаболитов, чем грибные гифы в лишайниках. Подобная водорослево-грибная ассоциация стимулировала последующую прогрессивную эволюцию массивных паренхимоподобных тканей, имевших несомненные адаптивные преимущества на ранней стадии эволюции наземных растений. В дальнейшем именно массивная сома

обеспечила физиологическое состояние, необходимое для последующей дифференциации ксилемы.

Согласно гипотезе M. Chadefaud (1979), во многом близкой предыдущей, ассоциации между морской зеленой водорослью и грибом «фикомицетной» природы могут быть расценены в качестве прокормофитов, у которых грибной компонент обеспечил использование минеральных веществ субстратов и водоснабжение. В этих комплексах прокормофитов осуществлялась прогрессивная эволюция водорослевого компонента, давшая начало наземным группам кормофитов. При этом в качестве водорослевого компонента чаще всего рассматриваются вымершие группы зеленых водорослей, близкие современным *Coleochaete* с их радиальной симметрией, претерпевшие модификацию репродуктивного цикла (Jeffrey, 1962; Chadefaud, 1979; Graham, 1985; Thomas, Spicer, 1987). В рассмотренных выше гипотезах симбиотического происхождения наземных сосудистых растений доминирующая роль в ассоциациях отводится фикобионту, разрастание которого с одновременной дифференциацией таллома, возникновением проводящей и опорно-механической систем обеспечило формирование облика первичных наземных растений. Роль микобионта в этих процессах вторична. Она сводится к расширению адаптивных возможностей фитобионта, что, однако, имело решающую роль в выживании последних и их отборе в стрессовых условиях наземного существования.

Недавно была обоснована принципиально иная гипотеза относительно возникновения сосудистых растений (Atsatt, 1988). Согласно этой гипотезе, высшие растения — результат древней симбиотической связи гриба и полуводной водоросли, близкой к *Coleochaete*. Подобная ассоциация, по-видимому, оформилась еще до начала дифференциации в талломе фикобионта проводящей системы. В один из моментов взаимоотношений осуществилось слияние двух гетеротипичных ядер водоросли и гриба, имевшее крупные эволюционные последствия. В результате подобного парасексуального слияния образовалось ядро дуальной природы со смешанным геномом. Последующие пролиферативные процессы привели к возникновению «организма-химеры», тело которого может быть рассмотрено как своего рода мозаика, состоящая из клеток водоросли, клеток грибной природы и клеток промежуточных типов. В частности, клетки сосудистой и опорно-механической систем и некоторые другие расцениваются как модифицированные грибные клетки, тогда как клетки хлоренхимы, ответственные за фотосинтез, имеют водорослевое происхождение. Вызывает интерес параллель между прорастанием пыльцы с образованием пыльцевой трубки у высшего растения и прорастанием споры паразитического гриба с образованием инфекционной гифы.

В основу предположенного P. Atsatt механизма возникновения «организма-химеры» положена концепция о возможности переноса ядер от паразита к ядрам хозяина и последующего образования общего генома (Goff, Coleman, 1984, 1987). Эта концепция разработана при изучении паразитической грибоподобной красной водоросли, являющейся облигатным биотрофом, гифоподобные клетки которой проникают между клетками другой автотрофной водоросли. Согласно модели L. Goff и A. Coleman, имеется возможность слияния ядер паразитической водоросли с ядрами водоросли хозяина с образованием ядра-химеры, в котором оба генома способны оставаться физически раздельными (как у аллоплоидов), с интегрированным генетическим контролем. Для обоснования подобного заключения авторы привлекают современные концепции смешанной ДНК, а также концепцию о способности ядра к селективному накоплению и последующей «пересортировке» внедренной паразитической ДНК в новых комбинациях с хозяинной ДНК. Минимальным требованием для достижения такого слияния является обязательный перенос ядра паразита в протопласт клетки хозяина. У грибов имеется немало механизмов для такого рода переноса. В частности, разрыв плазмалеммы и клеточных стенок паразитического гриба может

произойти: под воздействием ферментов клеток хозяина, вследствие гормональных нарушений поврежденных клеток, в результате случайных механических повреждений оболочек клеток гиф в ходе их распространения по тканям. Вместе с тем именно обоснование вероятного механизма объединения двух чужеродных ядер в единый общий геном и является наиболее уязвимым местом в рассматриваемой гипотезе.

Грибы, по всей вероятности, стимулировали процессы выхода растений на сушу и освоения ими наземных местообитаний. Критическим событием в развитии наземной флоры, по-видимому, явилось установление симбиоза между предковыми формами растений (вероятно, зеленой харовой водоросли) и грибами оомицетной природы (Pirozynski, Malloch, 1975; Malloch et al., 1980). У каждого из этих организмов в отдельности отсутствовали необходимые адаптивные приспособления для выживания в наземных условиях, но именно их симбиотическое партнерство обеспечило им возможность решать проблемы питания и переживания в засушливых местообитаниях. Активность микобионта обеспечила растению эффективное поглощение воды и минеральных солей из бедных минеральными веществами субстратов ордовика и силура, а также удаление из растений токсичных соединений. Как и в гипотезе Jeffrey, в модели K. Pirozynski и D. Malloch существенным представляется положение о том, что наземные растения являются своего рода реверсионной формой лишайников с доминированием не грибного, а водорослевого компонента. Первые подобные симбиотические ассоциации скорее всего возникли в литоральных или прибрежных зонах морских побережий, откуда постепенно мигрировали на сушу. Пионерные растительные сообщества суши локализовались преимущественно в приливно-отливной зоне, низменных прибрежных равнинах и маршах (Gensel, Andrews, 1987). Их формирование протекало в условиях жаркого сухого климата при сильной солнечной радиации и отсутствии почвенного покрова. Заросли из сплетений гигантских нитчатых водорослей, существовавших в кембрии и ордовике, явились важнейшими местообитаниями, в которых происходила большая часть направленной эволюции животных (Шёнборн, 1987). Согласно Шёнборну, в зарослях водорослей исторически возникли многие группы современной микрофауны (простейшие, нематоды, коловратки, тихоходки и т. д.) со значительным морфологическим разнообразием планов строения и организации. В этих же биотопах, по-видимому, окончательно оформились водорослево-грибные ассоциации, оказавшиеся столь перспективными при освоении ими суши. По мнению Pirozynski (1981), возникновение водорослево-грибных симбиотических ассоциаций оказалось «счастливой случайностью» для последующей эволюционной судьбы высших растений. По крайней мере другая древняя симбиотическая ассоциация — между двустворчатым моллюском Anomia simplex и грибом, сверлящим раковины и сходным по морфологии с древними эндомикоризными грибами, близкими роду *Endogone*, — не привела к каким-либо крупным эволюционным последствиям (Johnson, Anderson, 1962).

Иррадиация по суше первых сосудистых растений совпадает по времени с возникновением у них дифференцированных паренхимных тканей. С этого же момента получает значительный импульс развитие мицелиальной формы таллома у грибов. Мицелий как продукт линейной полимеризации одноклеточного (дрожжевого) таллома предполагаемых предковых форм настоящих грибов является наиболее удобной формой освоения тканевых субстратов как живых, так и отмерших (Gregory, 1984). В данном случае можно говорить о своего рода параллелизме развития структур — мицелия грибов и тканей высших растений.

Идея симбиогенного происхождения высших растений имеет значительные фактологические обоснования. Во-первых, палеоботанические свидетельства о наличии эндомикоризных ассоциаций в подземных частях древнейших ископаемых растений. Во-вторых, факты практически облигатного микотрофного со-

стояния представителей почти всех современных таксономических групп высших растений.

В ставшей классической работе по исследованию матрикса из Райниевых чéрт (девон) (Kidston, Lang, 1921) в тканях подземных частей наиболее древних наземных растений (*Rhynia, Asteroxylon, Horneophyton*) были выявлены грибы, весьма сходные с эндомикоризными грибами на современных *Psilotum* и *Tmesipteris* — наиболее близких древним риниофитам. Всего в тканях протостелоидных корневищ было обнаружено и описано около 15 грибных форм, включенных в 6 видов сборного рода *Palaeomyces*. Kidston и Lang рассматривали эти несептированные грибы в качестве сапротрофов, близких оомицетам, но одновременно они обратили внимание на их близость по ряду морфологических черт современным эндомикоризным грибам. Последующие авторы (Butler, 1938; Магру, 1949; Pirozynski, Malloch, 1975) также подчеркивали сходство этих ископаемых грибов с современными эндомикоризными грибами сем. *Endogonaceae* (класс *Zygomycetes*). Позднее были описаны еще две ископаемые формы грибов (Harvey et al., 1969; Edwards, 1986). В девоне грибные эндосимбионты выявлены у представителей анцестральных групп основных филетических линий сосудистых растений. Микосимбионт пока не обнаружен в тканях *Cooksonia* — наиболее древнего сосудистого растения, однако, по мнению Pirozynski (1981), его обнаружение в тканях этого растения — дело недалекого будущего. Вероятно, первоначальная симбиотическая ассоциация грибов с растениями возникла значительно ранее девона. Растительные мацераты из раннего силура (штат Виргиния, США) содержали обильные остатки септированных мицелиальных грибов (Pratt et al., 1978). В этом месте в позднем ордовике неоднократно понижался уровень моря, что явилось импульсом для формирования у водных растений приспособлений, необходимых для развития на суше (кутикула, трубки, устойчивые к подсушиванию споры). Эти додевонские остатки растений наземного происхождения с чертами, близкими проблематичному роду *Nematothallus*, оказались заселенными гифами паразитических либо симбиотических грибов. По-видимому, высшие растения были микотрофны с момента своего возникновения.

Существование микоризных, или, точнее, микоризоподобных, ассоциаций в тканях подземных органов растений регулярно отмечалось в палеозое, мезозое и кайнозое. В частности, из карбона описаны грибы, предположительно эндомикоризные, в корнях и подземных осях древовидных плауновидных (Weiss, 1904), кордаитантовых (Halket, 1930), папоротников (Andrews, Lenz, 1943), мараттиевых (Wagner, Taylor, 1981) и других. Хотя в этих работах не предпринимались попытки произвести точную идентификацию грибов, последующие авторы отмечают их близость к современным эндогониевым микоризным грибам (Pirozynski, Malloch, 1975; Wagner, Taylor, 1981; Harley, Smith, 1984). И в более недавних геологических стратах кайнозоя симбиотрофные грибы, родственные современным эндогониевым, регулярно выявлялись в подземных органах кордаитантовых, псилотовых, плаунов, папоротников и голосеменных (Rosendahl, 1943; Srivastava, 1968, и др.).

Следует подчеркнуть, что достоверная идентификация ископаемых микориз представляет сложную проблему палеомикологии. Остро ощущается недостаток сведений, а имеющиеся данные часто противоречивы. Хотя отдельные грибные структуры, присущие микоризам, известны с девона, но арбускулы — наиболее характерные образования везикулярно-арбускулярных микориз — достоверно документированы лишь из среднетриасовых отложений Антарктиды в корнях, по-видимому, представителей цикадовых (Stubblefield et al., 1987). Прежние указания на наличие арбускул у ископаемых микориз из более раннего времени (Weiss, 1904; Halket, 1930) были убедительно опровергнуты (Cridland, 1962).

Трудно получить достоверные свидетельства, касающиеся физиологии ископаемых микориз, характера взаимоотношений между симбионтами. Тем не

менее логично предположить, что, по всей вероятности, такие микоризы функционировали подобно современным и их роль в колонизации суши растениями, а также в последующей скоростной эволюции растений девона была значительной. Ранние сосудистые растения испытывали дефицит воды, а также фосфора, азота и других веществ, получаемых из почвы. Чтобы развиваться на суше, растения не должны были терять воду. Первичная роль гриба состояла в выполнении функций абсорбтивного органа, своего рода помпы, обеспечивающей растение водой с растворенными минеральными веществами, и неминуемо должна была сказаться на морфологической эволюции растений. Как полагает J. Raven (1977), крупные размеры ранних наземных растений во многом были определены их конкуренцией за более эффективное поглощение воды из почвы, что привело в итоге к образованию гигантских «растений-апопластов». Предполагается, что морфологическая эволюция, приведшая к формированию подобных «апопластов», была стимулирована именно абсорбтивной активностью микобионтов. Предполагается также, что лигнификация сосудов ранних наземных растений явилась первичной защитной реакцией на грибную инфекцию. Такая инфекция, стимулировавшая лигнификацию клеток, впоследствии обусловила их дальнейшую дифференциацию и смену функций в направлении поглощения и транспорта водных ресурсов из почвы (Raven, 1977, 1984). В свою очередь быстрая дифференциация проводящей системы в паренхиме — реакция, направленная на достижение большей активности микобионта. Таким образом, по-видимому, микобионт оказывал в ходе коэволюции определенное физиологическое воздействие на формирование общего габитуса и архитектоники сосудистых растений, включая дифференциацию проводящих и опорных элементов фитобионта.

Другая группа фактов, свидетельствующая о большом эволюционном значении грибов в формировании современного растительного мира, основывается на широчайшем распространении микоризы среди современных растений. Все голосеменные, большинство видов однодольных (75 %) и двудольных (80—90 %) являются микотрофными растениями (Селиванов, 1980; Harley, Smith, 1984). Микотрофы встречаются также среди *Bryophyta* (особенно *Hepaticae*), хотя вопрос о распространении микотрофии среди листостебельных мхов остается открытым из-за недостатка сведений. Микоризы отсутствуют у спорофитов хвощей и плаунов, однако гаметофиты плаунов — облигатные микотрофы. Имеются свидетельства, что прорастание спор папоротникообразных всех таксономических групп зависит от микобионта. Среди цветковых имеется лишь несколько семейств, где эндомикориза отсутствует. При этом среди таких семейств имеются представители с эктомикоризой. Почти все древесные растения (кроме древесных *Proteaceae*) являются микотрофами. Остальные свободные от микориз семейства представлены травами (сем. *Brassicaceae, Juncaceae, Cyperaceae, Urticaceae, Polygonaceae, Caryophyllaceae*). Во всех группах как цветковых, так и высших споровых растений отчетливо прослеживается эволюционная тенденция к независимости фитобионта от микобионта. В частности, в пределах группы птеридофитов глубина симбиотических связей последовательно уменьшается от облигатного у примитивных *Psilotaceae, Tmesipteridaceae* и *Lycopodiaceae* к более или менее постоянному у групп эуспорангиатных и, далее, к факультативному у эволюционно продвинутых лептоспорангиатных папоротников (Boullard, 1979). И в других крупных таксонах растений микотрофны представители более примитивных семейств, а также древесные формы, являющиеся, по-видимому, первичными по отношению к травянистым формам. Во всех случаях ослабление симбиоза, приводящее к факультативной микотрофности или немикоризному состоянию, обычно коррелирует с появлением новых компенсаторных метаболических путей у фитобионта, что выражается в снижении уровня лигнификации тканей, укорочении жизненного цикла, совершенствовании органов запасания и выра-

ботке более эффективно функционирующей корневой системы. При этом растения тропического пояса находятся в большей зависимости от микоризного симбиоза, чем растения более умеренных зон (Mikola, 1987). Можно сказать, что эндомикоризы являются характерной чертой тропических лесов, тогда как эктотрофные микоризы — умеренных и бореальных. Уместно отметить также, что почти все надродовые таксоны высших споровых и голосеменных имеют экваториальное происхождение, откуда они мигрировали в более высокие широты во времена потеплений (Мейен, 1987).

Отличительной чертой всех эндомикоризных грибов является их морфологическая стабильность, наблюдающаяся с раннего палеозоя до настоящего времени. На основе морфологических признаков описано не более 120 видов грибов (Morton, 1988), что удивительно мало, если учесть, что эндосимбиотические грибы связаны с 80 % наземных растений, распространенных в самых разнообразных обитаниях. Существует предположение, что все известные ныне эндомикоризные грибы представляют в сущности единый изолированный реликтовый таксон, утративший в ходе эволюции совершенную стадию (Law, Lewis, 1983). Существенно, что имеющиеся морфологические различия эндомикоризных грибов не отражают их физиологическую специализацию. Например, морфологически близкие, конспецифичные штаммы эндогониевых грибов способны заражать растения, весьма отдаленные в филогенетическом отношении: голосеменные, цветковые, папоротники. Очевидно, что, находясь в подчиненном, зависимом состоянии, эндосимбиотические грибы не претерпевали отбора на морфологическое разнообразие. На селекционное давление реагировал лишь фитобионт, претерпевавший морфологическую и таксономическую диверсификацию.

Значительное влияние на историческую судьбу растительных сообществ оказала эктомикориза, во многом сходная в функциональном отношении с эндомикоризой. В настоящее время насчитывается свыше 5 тыс. видов эктомикоризных грибов, сожительствующих с 2 тыс. видов высших растений, главным образом из сем. *Pinaceae, Fagaceae, Betulaceae, Salicaceae* и др. Если эндомикориза — древний симбиоз, совпадающий по времени появления с возникновением сосудистых растений, то происхождение эктомикоризы более недавнего времени. Предполагается, что эктомикоризный симбиоз как дополнительная трофо-ценотическая структура окончательно сложился в течение мела (Pirozynski, Malloch, 1975; Malloch, 1987). Грибы-образователи эктомикориз преимущественно относятся к высшим, как правило, базидиальным грибам, филогенетически более молодым, чем «фико»- или зигомицеты. Кроме того, большинство фоссилий эктомикотрофов известно лишь со второй половины мезозоя. Относительно недавнее происхождение эктотрофии подтверждается также тем фактом, что роды эктомикоризных грибов оказываются общими для растений северного и южного полушарий (Trappe, 1962), что совпадает с их предполагаемым возникновением до начала расщепления Пангеи (Pirozynski, 1981) и с очевидной приуроченностью эктомикотрофных растительных сообществ к высоким широтам. В этой связи обоснованным выглядит предположение о сравнительно позднем происхождении эктомикоризной биотрофии от сапро- и некротрофии (Lewis, 1973). Вместе с тем утверждение, что позднедевонские леса были лишены эктомикориз, в последнее время подвергается сомнению (Stubblefield, Taylor, 1988). В частности, в палеопочвах нижнего карбона отмечена деятельность эктомикориз, выражающаяся в образовании специфичных так называемых «иглистых» кальцитов. Формирование подобных почвенных структур связано с жизнедеятельностью микоризных грибов вокруг корней растений (Wright, 1986), что согласуется с явлением кальцификации гиф базидиомицетов с образованием иглистых кальцитов и в современных почвах (Callot et al., 1985). Это по существу первое и, по-видимому, единственное до настоящего времени свидетельство присутствия эктомикориз в карбоне.

Эволюция эктотрофного симбиоза для высших растений имела иные последствия, чем эволюция эндосимбиоза, оказывая влияние скорее на филоценогенез, чем на филогенез. Все эктотрофные растения являются деревьями, формирующими весьма однородные по видовому составу лесные сообщества. В эктомикотрофных лесах микобионтами обеспечивается обширный спектр взаимодействий между микоризными корнями и почвами. При этом доминирующие породы деревьев способны отбирать до 2 тыс. видов грибов-микоризообразователей в зависимости от своей ростовой стадии, типа и структуры почвы, влажности местообитаний, своего физиологического состояния. Стабильность и однородность видового состава лесных сообществ во многом обеспечиваются именно эктомикоризными связями древесных пород с почвами. Как известно, роль грибов-эктотрофов сводится к трансформации ими азотсодержащих соединений гумуса в усвояемую для растений форму; в обеспечении растений водорастворимыми соединениями кальция, калия и других ионов; а также в защите их от патогенных микроорганизмов (Harley, Smith, 1984; Бурова, 1986).

Известные ныне микофоссилии симбиотрофов из девона, карбона, и перми в количественном отношении преобладают над микофоссилиями сапротрофов. Однако такое преобладание не отражает реальное количественное соотношение между видами этих групп, существовавшее в то время. Скорее оно характеризует особенности тафономии симбиотических грибов, лучше сохраняющихся в тканях растений-хозяев, а также отражает больший интерес палеоботаников именно к «живому», а не к отмершему поврежденному растительному материалу. Несомненно, что ранним сосудистым растениям в начальный период освоения суши сопутствовали помимо грибов-симбионтов также сапротрофы и паразиты. Существование в биосферах прошлого первичных ценозов со стабильным энергетическим круговоротом и сетью практически изначально сложившихся трофических связей обосновывал, как известно, В. И. Вернадский. Уже на уровне первых эвкариотов в докембрии наметилось и получило оформление разделение органического мира: животные, растения и грибы; продуценты и редуценты; биотрофы и сапротрофы. Все последующее развитие — лишь детализация сложившихся отношений. При подобном системно-ценотическом подходе очевидно, что основные трофические группы грибов сформировались уже на заре возникновения грибов как самостоятельного царства. Последующая эволюция грибов, их типов питания оказалась теснейшим образом связанной с эволюцией субстрата, на котором они развивались, главным образом растительного происхождения.

В этом плане сапротрофные группы грибов, участвовавшие в деструкции растительного материала, несомненно существовали в самые ранние периоды эволюционной дифференциации растительного мира. Еще в начале кембрия в водной среде обитали водные колониальные, сапротрофные «слизистые» оомицеты (Stubblefield, Taylor, 1988). Среди грибов с сапротрофным способом питания, по-видимому, в начальный период завоевания растениями суши сложилась группа грибов-деструкторов, разлагавших отмершие части водорослей и первых сосудистых растений. Без подобного разложения завоевание суши растениями едва ли было возможно, поскольку оно тормозилось бы скоплениями растительного материала. Исторической предпосылкой для возникновения группы лигнинразрушающих грибов оказался переход от простой дихотомической и извилистой формы растений к прямостоячей «древовидной» форме. Такому переходу способствовала эволюция путей биосинтеза, в частности обезвреживающее превращение у ранних наземных растений первичных метаболитов в целлюлозу и лигнин (Niklas, 1976, 1981). Возрастание роли именно этих соединений диктовалось необходимостью механического упрочнения специализированных проводящих клеток, что было связано с увеличивающимся значением прочности и устойчивости растений в воздушной среде.

В ископаемом растительном материале из палеозоя и мезозоя весьма обилен мицелий сапротрофов. Однако наиболее раннее, хорошо документированное нахождение белой грибной гнили древовидных растений восходит к раннему девону (Stubblefield et al., 1985). Во вторичной ксилеме петрифицированных стволов представителя прогимноспермовых из рода *Callixylon* выявлены обильные септированные гифы, а в трахеидах с сильно разрушенными клеточными стенками обнаружены каверны. При этом характер гниения во многом аналогичен симптомам белой гнили, вызываемой современными базидиальными грибами. Уместно отметить в этой связи, что ископаемые находки плодовых тел базидиомицетов известны в значительно более позднее время (Pirozynski, 1976). Признаки загнивания древесины по типу белой гнили в обилии отмечены (Stubblefield, Taylor, 1986) также из перми и триаса в стволах *Vertebraria* и *Araucarioxylon* (класс *Ginkgoopsida*). Остается открытым вопрос о распространении гнилей в это время и эффективности самих процессов гниения. Делать выводы на основании палеомикологических данных затруднительно. Вместе с тем имеются свидетельства, что именно в эти периоды деструктивные процессы не отличались эффективностью, «не поспевая» за процессами накопления отмирающей растительной массы. Как известно, экосистемы карбона характеризовались накоплением неразложившейся растительной массы (депозитов), что привело за период примерно в 50 млн. лет к накоплению запасов каменного угля и уменьшению выделения углекислого газа в атмосферу. Последний практически «выпал» из системы биоциркуляции. Несомненно, что массивные отложения в карбоне оказались следствием низких скоростей биологического разложения растений (Schopf, 1952). Причиной этого явления могло быть либо слабое развитие в эти сроки деструктирующих организмов (в частности, грибов-лигнофилов), либо недостаток в атмосфере кислорода — важнейшего фактора, необходимого для осуществления процессов гниения и распада растительных масс. Грибы-деструкторы, близкие к базидиомицетам, существовали как в верхнем девоне (Pirozynski, Malloch, 1975), так и непосредственно в карбоне (Dennis, 1970). Поэтому главной причиной накопления растительного материала рассматривается низкая концентрация кислорода в атмосфере (Lewis, 1987). Вместе с тем подобное накопление в биостроме масс органического вещества растительного происхождения послужило эволюционным импульсом для резкого возрастания роли сапротрофных грибов в микробных ценозах, участвующих в деструкции органического вещества. Существует точка зрения о преобладании в ранний период формирования наземной растительности грибов с биотрофным способом питания. Последующая эволюция грибов в сторону сапротрофии (включая некротрофию) осуществлялась на основе конкуренции за вещество «нехозяинной» природы, что и привело к полной утрате зависимости от хозяина (Raper, 1968; Cooke, Whipps, 1980).

Значительное влияние на историческую судьбу высших растений оказала также такая обширная группа грибов, как паразиты (Каратыгин, 1986). Важнейшим качественным отличием паразитизма как биологического явления от симбиотрофизма является антагонистический характер взаимоотношений между партнерами. В ряде случаев явления, трактуемые выше как симбиотические, могут быть не без основания расценены и как случаи паразитизма. Наиболее древним достоверно документированным свидетельством грибного паразитизма является случай инфицирования микростробилов голосеменного растения *Lasiostrobus polysacci* из верхнего пенсильвания (карбон). Характер паразитирования здесь идентифицировался на основе специфичных клеточных реакций и, в частности, по образованию характерных «зон аппозиции» на стенках клеток, в которые внедряются гифы (Stubblefield et al.,1984). Из среднего пенсильвания описан гриб рода *Albugo* в семяпочках *Nucellangium (Pinopsida)* (Stidd, Cosentino, 1975). Этот гриб вызывает в тканях характерные зоны пролиферации клеток паренхимы, свойственные симптомам, вызываемым современными

представителями *Albugo*. Тесное партнерство между грибными паразитами и их хозяевами оказалось существенной селективной силой в эволюционном развитии растений, контролируемой интегрированным сбалансированным геномом, в котором гены, определяющие защиту против возбудителей болезней, погружены в общий матрикс генов, регулирующих другие признаки (Harlan, 1976; Clarke, 1979). Как известно, бурное развитие цветковых растений с раннего мела во многом объясняется чрезвычайной подвижностью их метаболизма по сравнению с другими группами растений. Высокого окислительно-восстановительного уровня достигает вторичный метаболизм, приведший к значительной химической и таксономической дифференциации цветковых. При этом существенную роль в разнообразии природных соединений играют взаимоотношения с фитофагами и грибами-паразитами. В этой связи замещение древесных форм травянистыми расценивается скорее как естественное следствие коэволюционных отношений между растениями и фитофагами, а также патогенными грибами, чем как отражение процессов «экономии метаболизма» (Kubitzki, Gottlieb, 1984).

Совокупность рассмотренных выше фактов и гипотез подтверждает мнение о тесной взаимозависимой эволюции представителей двух царств органического мира. Грибные организмы — важный компонент экосистем во все времена — оказывали глубокое воздействие на историческую судьбу растений на всех этапах их эволюции. Это воздействие прослеживается как при анализе путей филогенетического развития растений, так и путей их экологической дифференциации. Важнейшим филогенетическим последствием древнего симбиоза между грибами и водорослями явилось возникновение группы сосудистых растений (*Tracheophyta*), а экологическим — освоение ими суши и стабилизация растительных сообществ, т. е. наиболее значимые биоценотические события в истории Земли.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бурова Л. Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 222 с. — *Васильев А. Е.* О примитивных чертах организации грибной клетки и происхождении эвкариотов // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 9. С. 1145—1156. — *Каратыгин И. В.* Исторические аспекты паразитизма у грибов // Микология и фитопатология. 1986. Т. 20, вып. 4. С. 322—329. — *Магру Ж.* Симбиоз у орхидей и у картофеля. М.: Изд-во иностр. лит., 1949. 140 с. — *Мейен С. В.* География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 3. С. 291—310. — *Селиванов И. А.* Микоризы и систематическое положение растения-хозяина // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь: Изд-во Перм. пед. ин-та, 1980. С. 3—13. — *Соколов Б. С.* Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации // Вестн. АН СССР. 1976. Т. 1. С. 126—145. — *Тимофеев Б. В.* Микрофитофоссилии раннего докембрия. Л.: Наука, 1982. 128 с. — *Шёнборн В.* О первичных биотопах животного мира // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 3. С. 27—40. — *Ahmadjian V.* Algal-fungal symbiosis // Progr. Phycol. Res. Amsterdam. 1982. Vol. 1. P. 179—233. — *Ahmadjian V.* Coevolution in lichens // Ann. New York Acad. Sci. (Endocytobiology. Vol. 3). 1987. Vol. 503. P. 307—315. — *Andrews H. N., Lenz L. W.* A mycorrhizome from the *Carboniferous* of Illinois // Bull. Torrey. Bot. Club. 1943. Vol. 70, № 2. P. 120—125. — *Atsatt P. R.* Are vascular plants «inside-out» lichens? // Ecology. 1988. Vol. 69, № 1. P. 17—23. — *Boullard B.* Considération sur la symbiose fongique chez les Pteridophytes // Nat. Museum Nat. Sci. Ottawa. 1979. Vol. 19. P. 1—58. — *Butler E. J.* The occurrences and systematic position of the vesicular-arbuscular type of mycorrhizal fungi // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1938. Vol. 22. P. 274—301. — *Callot G., Guyon A., Mousain D.* Interelations entre aiguilles de calcite et hyphes mycelines // Agronomie. 1985. Vol. 5. P. 209—219. — *Cavalier-Smith T.* The origin and early evolution of the eukaryotic cell // Molecular and cellular aspects of microbial evolution. Symp. Soc. Gener. Microbiol. 1981. Vol. 32. P. 33—84. — *Chadefaud M.* L'origine algale de Plantes supéricures // Bull. Soc. Bot. France. 1979. Vol. 126, № 3. P. 337—347. — *Clarke B. C.* The evolution of genetic diversity // Proc. Roy. Soc. (London). 1979. Ser. B. Vol. 205, № 1161. P. 453—474. — *Cooke R. C., Whipps J. M.* The evolution of modes of nutrition in fungi parasitic on terrestrial plants // Biol. Rev. 1980. Vol. 55, pt 3. P. 431—462 — *Cridland A. A.* The fungi in cordaitean rootlets // Mycologia. 1962. Vol. 54, № 3. P. 230—234. — *Dennis R. L.* A Middle Pennsylvanian basidiomycete mycelium with clamp connections // Mycologia. 1970. Vol. 62, № 3. P. 578—584. — *Edwards D. S. Aglaophyton major,* a non-vascular land plant from the Devonian Rhynie Chert // Bot. J. Linn. Soc. 1986. Vol. 93, № 2. P. 173—204. — *Gensel P., Andrews H.* The evolution of early land plants // Amer. Sci. 1987. Vol. 75, № 5. P. 478—489. — *Goff L. J., Coleman A. W.* Transfer of nuclei from a parasite to its host // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1984. Vol. 81. P. 5420—5424. — *Goff L. J., Coleman A. W.* Nuclear transfer from parasite to host: a new regulatory mechanism of parasitism // Ann. New York Acad. Sci. (Endocytobiology.

Vol. 3). 1987. Vol. 503. P. 402—423. — *Graham L. E.* The origin of the life cycle of land plants // Amer. Sci. 1985. Vol. 73, № 2. P. 178—186. — *Gregory P. H.* The fungal mycelium: a historical perspective // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1984. Vol. 82, № 1. P. 1—11. — *Halket A. C.* The rootlets of *Amyelon radicans* Will.: their anatomy, spices and endophytic fungus // Ann. Bot. 1930. Vol. 44. P. 865—904. — *Harlan J. R.* Diseases as a factor in plant evolution // Ann. Rev. Phytopath. 1976. Vol. 14. P. 31—51. — *Harley J. L., Smith S. F.* Mycorrhizal symbiosis. L.; New York; Toronto: Acad. Press, 1984. 484 p. — *Harvey R., Lyon A. G., Lewis P. H.* A fossil fungus from Rhynie chert // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1969. Vol. 53, pt 1. P. 155—157. — *Jeffrey C.* The origin and differentiation of the archegoniate land plants // Bot. Notiser. 1962. Vol. 115, № 4. P. 446—454. — *Johnson T. W., Anderson W. B.* A fungus in Anomia simplex shell // J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 1962. Vol. 78, № 1. P. 43—47. — *Kevan P. G., Chaloner W. G., Savile D. B. O.* Interrelationships of early terrestrial arthropods and plants // Palaeontology. 1975. Vol. 18. P. 391—417. — *Kidston R., Lang W. H.* On the old red sandstone plants showing structure from the Rhynie chert bed Aberdeenshire. Pt 5 // Trans. Roy. Soc. Edinb. 1921. Vol. 52. P. 855—902. — *Kohlmeyer J., Kohlmeyer E.* Marine mycology. The Higher Fungi. New York etc.: Acad. Press, 1979. P. 690. — *Kubitzki K., Gottlieb Q. R.* Phytochemical aspects of angiosperm origin and evolution // Acta Bot. Neerl. 1984. Vol. 33, № 4. P. 457—468. — *Law R., Lewis D. H.* Biotic environments and the maintenance of sex — some evidence from mutualistic symbiosis // Biol. J. Linn. Soc. 1983. Vol. 20, № 3. P. 249—271. — *Lewis D. H.* Concepts in fungal nutrition and the origin of biotrophy // Biol. Rev. 1973. Vol. 48, № 2. P. 261—278. — *Lewis D. H.* Evolutionary aspects of mutualistic associations between fungi and photosynthetic organisms // Evolutionary biology of the fungi. Cambrige et al.: Acad. Press, 1987. P. 161—178. — *Malloch D. W.* The evolution of mycorrhizae // Can. J. Plant Pathol. 1987. Vol. 9, № 4. P. 398—402. — *Malloch D. W., Pirozynski K. A., Raven P. H.* Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbiosis in vascular plants // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1980. Vol. 77. P. 2113—2118. — *Mikola P.* Mycorrhizae under tropical stresses // Angew. Bot. 1987. Bd. 61, № 1—2. S. 15—23. — *Morton J. B.* Taxonomy of VA-mycorrhizal fungi: classification, nomenclature and identification // Mycotaxon. 1988. Vol. 32. P. 267—324. — *Niklas K. J.* The role of morphological and biochemical reciprocity in early land plant evolution // Ann. Bot. 1976. Vol. 40, № 170. P. 1239—1254. — *Niklas K. J.* The chemistry of fossil plants // BioScience. 1981. Vol. 31, № 11. P. 820—825. — *Pflug H. D., Jaeschke-Boyer H.* Combined structural and chemical analyses of 3800-Myr-old microfossils // Natur. 1979. Vol. 280, № 5722. P. 483—486. — *Pflug H. D., Klopotek A.* Eukaryonten im Arachaicum? // Oberhessische Naturwissen. Zeit. 1978. Bd 44. S. 19—28. — *Pirozynski K. A.* Fossil fungi // Ann. Rev. Phytopathol. 1976. Vol. 14. P. 237—246. — *Pirozynski K. A.* Interactions between fungi and plants through the ages // Can. J. Bot. 1981. Vol. 58, № 10. P. 1824—1827. — *Pirozynski K. A., Malloch D. W.* The origin of land plants: a matter of mycotrophism // BioSystems. 1975. Vol. 6. P. 153—164. — *Pratt L. M., Phillips T. L., Dennison J. M.* Evidence of nonvascular land plants from the early Silurian (Llandoverian) of Virginia, USA // Rev. Palaeobot. Palynol. 1978. Vol. 25. P. 121—149. — *Raper J. R.* On the evolution of fungi // The fungi: an advanced treatise. New York; London: Acad. Press, 1968. Vol. 3. P. 677—693. — *Raven J. A.* The evolution of vascular land plants in relation to supracellular transport processes // Adv. Bot. Res. 1977. Vol. 5. P. 153—219. — *Raven J. A.* Physiological correlates of the morphology of early vascular plants // Bot. J. Linn. Soc. 1984. Vol. 88, № 1—2. P. 105—126. — *Rosendahl C. O.* Some fossil fungi from Minnesota // Bull. Torrey Bot. Club. 1943. Vol. 40, № 2. P. 126—138. — *Schopf J. M.* Was decay important in origin of coal? // J. Sedimentary a. Petrology. 1952. Vol. 22. P. 61—69. — *Schopf J. M.* Microflora of the Bitter Springs Formation, Late Pre-Cambrian, Central Australia // J. Paleontol. 1968. Vol. 42. P. 651—688. — *Southwood T. R. E.* Interactions of plants and animals: patterns and processes // Oikos. 1985. Vol. 44, № 1. P. 5—11. — *Srivastava S. K.* Fungal elements from the Edmonton formation (Maestrichtian), Alberta, Canada // Can. J. Bot. 1968. Vol. 46, № 9. P. 1115—1118. — *Stidd B. M., Cosentino K.* Albugo-like oogonia from the American Carboniferous // Science. 1975. Vol. 190, № 4219. P. 1092—1093. — *Stubblefield S. P., Taylor T. N.* Wood decay in silicified gymnosperms from Antarctica // Bot. Gaz. 1986. Vol. 147, № 1. P. 116—125. — *Stubblefield S. P., Taylor T. N.* Recent advances in palaeomycology // New Phytol. 1988. Vol. 108, № 1. P. 3—25. — *Stubblefield S. R., Taylor T. N., Beck Ch. B.* Studies of paleozoic fungi. IV. Wood-decaying fungi in Callixylon newberry from the Upper Devonian // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72, № 11. P. 1765—1774. — *Stubblefield S. P., Taylor T. N., Miller C. E., Cole G. T.* Studies of Paleozoic fungi. III. Fungal parasitism in a Pennsylvanian gymnosperm // Amer. J. Bot. 1984. Vol. 71, № 9. P. 1275—1282. — *Stubblefield S. P., Taylor T. N., Trappe J. M.* Fossil mycorrhizae : a case for symbiosis // Science. 1987. Vol. 237, № 4810. P. 59—60. — *Thomas B. A., Spicer R. A.* The evolution and palaeobiology of land plants. London; Sydney, 1987. 310 p. — *Trappe J. M.* Fungus associates of ectomycorrhizae // Bot. Rev. 1962. Vol. 28, № 4. P. 538—606. — *Tyler S. A., Barghoorn E. S.* Occurrence of structurally preserved plants in Pre-Cambrian rocks of the Canadian Shield // Science. 1954. Vol. 119, № 3096. P. 606—608. — *Wagner C. W., Taylor T. N.* Evidence for endomycorrhizae in Pennsylvanian age plant fossils // Science. 1981. Vol. 212, № 4494. P. 562—563. — *Weiss F. E.* A mycorrhiza from the lower coal measures // Ann. Bot. 1904. Vol. 18. P. 255—265. — *Wright V. P.* The role of fungal biomineralization in the formation of Early Carboniferous soil fabrics // Sedimentology. 1986. Vol. 33. P. 831—838.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 IX 1989.

SUMMARY

Some facts and hypotheses confirming the great influence of fungi on history of higher plants are regarded within symbiogenesis concept. Ancient symbiosis of fungi and algae became the important prerequisite for the origin of vascular plants. Some evidence of mycobiont's influence on the structure of first vascular plants are presented. Palaeobotanical data indicate high fungal activity in ecosystems of the past, particularly, as destructors of plant material and as stabilizers of plant communities.

УДК 581.16

©

Е. Н. Герасимова-Навашина

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

E. N. GERASSIMOVA-NAVASHINA. THE FERTILIZATION IN ANGIOSPERMS

В работе дан краткий итог анализа процесса двойного оплодотворения с точки зрения выдвинутой автором митотической гипотезы двойного оплодотворения, которая развита согласно указанию С. Г. Навашина о большом разнообразии протекания процесса у различных представителей покрытосеменных, а также дополнена некоторыми новыми цито-химическими и цито-физическими данными, полученными автором в ходе дальнейшего изучения процесса митоза и ядерно-цитоплазматических взаимоотношений в клетках.

Статья подводит итоги многолетних исследований автором процесса двойного оплодотворения у покрытосеменных растений.

Несмотря на многолетнее изучение процесса оплодотворения у покрытосеменных, принявшего у этой группы растений форму «двойного оплодотворения», остается ряд нерешенных вопросов о природе своеобразия его прохождения, хотя преимущественное значение этой формы оплодотворения стало очевидным с момента ее открытия. Здесь, как показал С. Г. Навашин (1898), одновременно оплодотворяются две соседние клетки зародышевого мешка, что благодаря различным цитолого-морфологическим особенностям этих клеток приводит к резко различающимся результатам: образованию зародыша и специальной высокопродуктивной ткани, необходимой для его развития, — эндосперма, который в результате оплодотворения оказывается одновременно и гибридной, и полиплоидной природы.

За истекший период (по Поддубной-Арнольди, 1976) процесс двойного оплодотворения был изучен более чем у 300 видов, причем было обнаружено, что процесс этот сильно разнообразится в своем выражении у различных представителей, что отметил уже и сам его открыватель Навашин (1900, 1910), указав на принципиальные пути его изучения.

В настоящее время стало ясно, что вышеуказанное разнообразие в формах протекания процесса двойного оплодотворения зависит от генетически обусловленного и эволюционно закрепленного разнообразия развития гамет в гаметофитах, которые у покрытосеменных сами являются порождениями спорофитов и, следовательно, подчиняются условиям, которые складываются в последних к моменту образования гамет. Спорофиты же сильно различаются в столь обширной группе растений, что и отражается на подготовке половых элементов, а следовательно, в дальнейшем и на разнообразии форм протекания самого процесса оплодотворения.

Основное, что определяет осуществление у покрытосеменных именно двойного оплодотворения, — это попарное возникновение метаболически неполноценных половых элементов как мужских, так и женских, т. е. таких, которые в дальнейшем могут продолжать свое развитие только совместно. Это обеспечивается функционированием определенных структур, филогенетически унаследованных от предыдущих групп, что сделало процесс двойного оплодотворения у покрытосеменных возможным вполне и что явилось одним из важнейших

факторов, обусловивших господствующее положение этой группы растений.

В мужской сфере такой структурой является двухклеточное пыльцевое зерно — по существу сокращенный в своем развитии гаметофит, который возникает в результате дифференциального деления микроспоры (Герасимова-Навашина, 1951). В мужском гаметофите в дальнейшем делится лишь одна из его клеток — меньшая (спермиогенная), что и приводит к одновременному возникновению двух спермиев, которые, однако, останавливаются на том или ином этапе своего развития. Эта остановка в основном происходит из-за ограниченного количества и особого качества цитоплазмы, которую они получают от спермиогенной клетки в пыльцевом зерне или уже в пыльцевой трубке, где они проходят свой онтогенез.

Если количество цитоплазмы спермиогенной клетки очень ограничено, то из нее образуются спермии-ядра. Такие спермии не могут стать везикулярными, и поэтому они остаются компактными — сильно хроматизированными и часто, вследствие деспирализации своих хромосом, сильно вытянутыми телами, облеченными лишь в мембранные оболочки, что показал D. Cass (1973) для ячменя на электронно-микроскопическом уровне. Такие спермии обычно возникают в пыльцевых зернах, которые в этом случае называются трехклеточными. Образуясь обычно в относительно однородной среде пыльцевого зерна, такие спермии бывают сходны по своему внешнему виду (свойственны в основном сложноцветным, злаковым и др.).

Если же спермии формируются из спермиогенной клетки, имеющей большее количество цитоплазмы, то они продвигаются далее в своем онтогенезе. Сохраняя вокруг себя некоторое количество цитоплазмы, их ядра становятся везикулярными — округлыми или овальными, они образуют более плотные оболочки, и в их кариолимфе возникают того или иного размера ядрышки, так как начинается деконденсация их хроматиновых элементов.

Однако такие спермии-клетки тоже не могут самостоятельно продолжать свой онтогенез из-за неполного развития элементов, для этого необходимых. В первую очередь у такого рода спермиев не соблюдены ядерно-цитоплазматические отношения, которые визуально сразу сказываются на ядерно-ядрышковых отношениях, необходимых для нормального функционирования любой клетки, так как ядрышко является одним из основных участников выработки рибонуклеиновых, а следовательно, белковых компонентов клетки. Другие элементы в цитоплазме таких спермиев также находятся в ювенильном состоянии, как это показали в настоящее время исследования на ультрамикроскопическом уровне (Coccuci, 1981). Спермии-клетки обычно образуются уже в пыльцевой трубке, а пыльцевые зерна в таких случаях называются двухклеточными. В связи с тем что в пыльцевой трубке по мере прохождения ее в женских тканях устанавливается определенный градиент, спермии-клетки часто могут быть несколько различного вида (они свойственны многим группам растений, например, лилейным и др.).

Вторая клетка пыльцевого зерна — большая (сифоногенная), — хотя и не делится, но обеспечивает в основном всю жизнедеятельность пыльцевого зерна на всех этапах его онтогенеза. Она принимает самое активное участие в процессе оплодотворения в целом, составляя тем самым вместе со спермиями единую оплодотворяющую систему — мужской гаметофит (Герасимова-Навашина, 1951).

В женской сфере половые элементы образуются также гаметофитом, сильно сокращенным в своем развитии. У различных представителей покрытосеменных он развивается из одной, двух или всех четырех мегаспор. Однако в любом случае обычно возникает относительно однотипная двуполярная структура — зародышевый мешок. Указанная однотипность, очевидно, возникает в силу действующих в ходе развития зародышевого мешка определенных однозначно

действующих клеточных закономерностей (Герасимова-Навашина, 1955, 1957, 1958).

У одного из полюсов зародышевого мешка (микропилярного) образуется яйцевой аппарат, состоящий из двух клеток синергид (помогающих клеток) и половой клетки — яйцеклетки. Вторая клетка, подлежащая оплодотворению, — это центральная клетка зародышевого мешка, или (как ее называл еще С. Г. Навашин) клетка зачатка эндосперма. Эта клетка своей стороной, обращенной к микропиле, при разрастании и формировании всего зародышевого мешка облегает со всех сторон яйцеклетку (за исключением той стороны, которой яйцеклетка прикреплена к стенке зародышевого мешка), так что между ними остается только схизогенная щель, в которую через синергиду и изливает свое содержимое пыльцевая трубка. Противоположной своей стороной, обращенной к халазальному концу зародышевого мешка, клетка зачатка эндосперма прилегает к антиподам (также клеткам зародышевого мешка, которые рано прекращают свое развитие, или у ряда представителей, наоборот, сильно разрастаются и даже способствуют развитию эндосперма и зародыша).

Из-за недостатка места я не могу рассмотреть более подробно ход формирования зародышевого мешка, замечу только, что различные результаты (зародыш и эндоспермальная ткань) 2 соседствующих и одновременно оплодотворяемых женских клеток, по существу возникающих от деления одной и той же клетки-гаметофита, генетически обусловлены и эволюционно закреплены с самого начала различным положением каждой из этих клеток в системе целого.

Исследуя строение и функционирование половых элементов у сложноцветных (Gerassimova, 1933; Герасимова-Навашина, 1947а-в, 1951), а также используя литературные данные, я установила 2 типа прохождения процесса двойного оплодотворения: премитотический тип, когда объединение ядер половых элементов происходит перед первым делением зиготы (установлен на видах сложноцветных), и постмитотический тип, когда ядра половых элементов объединяются после начала или в ходе деления зиготы (установлен на видах лилейных); однако, как показали дальнейшие исследования, имеется и ряд промежуточных типов. Прохождение процесса оплодотворения по тому или иному типу обусловлено степенью подготовленности половых элементов — структурно-морфологическим характером их развития, что по существу и является определяющим в становлении разнообразия прохождения процесса.

Установление типов оплодотворения оказалось возможным после того, как было обнаружено, что ядра спермиев с момента своего образования и до объединения с женскими проходят один митотический цикл. Начав его в том или ином типе оплодотворения в спермиогенной клетке, спермии могут закончить этот цикл и начать новый только в женской сфере, проходя уже совместно с ней подготовку к новому митозу — первому делению зиготы. Аналогичный процесс происходит и в первичной клетке зачатка эндосперма, ядро которого начинает свое деление тоже совместно с мужским ядром для образования эндоспермальной ткани.

Премитотический тип оплодотворения обычно свойствен компактным спермиям, состоящим в основном из хроматиновых элементов (спермии-ядра). Такого рода спермии вскоре после проникновения в женские клетки погружаются в их ядра; в кариолимфе женского ядра они и могут возобновить свой митотический цикл, здесь у них возникают ядрышки и происходит полная деконденсация их хроматиновых элементов, о чем свидетельствуют прекращение (или ослабление) их окрашивания основными красителями и потеря реакции по Фельгену на ДНК при окрашивании реактивом Шиффа, подобно тому, как это происходит при митозе в определенных меристематических тканях с ядрами, переходящими в интерфазное состояние.

В связи с указанными наблюдениями и возникло представление о том, что в основе двойного оплодотворения лежит **митотический цикл клетки**, т. е. «митотическая» гипотеза двойного оплодотворения (Герасимова-Навашина, 1947г). В основном эта гипотеза как бы объясняла природу движения мужских гамет к соседним женским в зародышевом мешке — центральный вопрос двойного оплодотворения, решение которого Навашин (1927) оставил открытым, хотя и указал на безусловную самостоятельную подвижность мужских половых элементов (Навашин, 1910).

Расхождение спермиев в «митотической» гипотезе объяснялось взаимным отталкиванием двух мужских групп хромосом подобно тому, как это наблюдается в ана-телофазных ядрах и остается еще некоторое время после окончания митоза между двумя сестринскими ядрами в любой делящейся клетке. Отталкивание двух активных ядер, оказавшихся в одной клетке, впервые обнаружил И. И. Герасимов (1923), наблюдая это динамическое явление в клетках водоросли *Spirogyra*. Природа этой движущей силы автору осталась не ясна, как она нам не ясна и до сих пор, хотя можно полагать, что она носит подобие электростатического взаимодействия. Сходное отталкивание двух мужских ядер друг от друга, очевидно, имеет место в зародышевом мешке при постмитотическом типе оплодотворения, когда пыльцевой трубкой вносятся спермии-клетки; здесь они в области разрушающейся синергиды освобождаются от своего цитоплазматического окружения (Фінн, 1926; Гургенова, 1927; Madge, 1929; Wylie, 1941; Беляева, 1977; Герасимова-Навашина, 1980), и только после этого округлые или овальные ядра спермиев расходятся, попадая в женские клетки. В этом типе оплодотворения, как уже сказано, половые элементы объединяются позднее, иногда уже в ходе деления женского ядра в зиготе (профазе—метафазе), очевидно, именно в силу того, что у такого рода спермиев (как бы более зрелых) развиты плотные оболочки их ядер, которые могут раствориться только в ходе митоза; иногда же половые ядра, уже приходя в контакт друг с другом, объединяют свои оболочки и вступают в период деления почти совместно, что и обусловливает наличие различных промежуточных типов оплодотворения.

Таким образом, митотическая гипотеза двойного оплодотворения указала на связь двух биологических явлений — митоза и процесса оплодотворения. Митотический или жизненный цикл спермиев оказался как бы растянутым в пространстве и времени и тем эволюционно приспособленным для прохождения столь своеобразного процесса оплодотворения в растительном мире.

Митотическая гипотеза получила более конкретную интерпретацию после того, как A. Howard и S. R. Pelc (1953), I. H. Taylor с соавторами (1957), M. F. Wolfsberg (1964) расчленили фазы митотического цикла на определенные периоды, что можно было сделать и для хода оплодотворения с половыми элементами, поскольку их развитие, структура и функционирование уже ранее были связаны мною с фазами митотического цикла (Gerassimova-Navashina,1969; Герасимова-Навашина, 1971).

В связи с тем что и компактные спермии-ядра в пыльцевых зернах, и спермии-клетки в пыльцевых трубках метаболически не активны, их состояние в это время условно было названо мною G_0; только попав в зародышевый мешок, те и другие спермии могут в женских клетках полностью закончить свой митотический цикл — вступить в период интерфазы G_1 и уже вместе с женскими клетками — в периоды S и G_2, для подготовки к первому делению зиготы — началу развития новой особи и делению клетки зачатка эндосперма для развития этой ткани. В последней клетке, как известно, развитие всегда начинается быстрее, надо полагать, из-за более высокого уровня ядерно-цитоплазматического отношения, сдвинутого здесь в сторону цитоплазмы и, как показано для *Crepis capillaris* на электронно-микроскопическом уровне (Герасимова-Навашина, Гуляев, 1973), где более развит эндоплазматический ретикулум, что и активизирует ее к более быстрой подготовке к делению.

Однако спермии у некоторых растений, уже попав в женские ядра, быстрее проходят периоды G_1, S и G_2 и иногда неодновременно с женским партнером вступают в метафазу зиготы. Возможно, это происходит вследствие того, что женская сфера у некоторых растений так сильно ингибирована, что для выхода из этого состояния требуются более длительные сроки (т. е. генерационное время), чем спермию, который только что в пыльцевой трубке был остановлен в своем онтогенезе. Происходит это часто в промежуточном типе оплодотворения. Однако мы наблюдали это явление у *Lilium regale*, а позднее у *Galtonia candicans* (Герасимова-Навашина, 1980). В настоящее время эти интересные цитохимические превращения половых элементов изучаются методом люминесцентной микроскопии и другими биофизическими методами (Хведынич и др., 1978; Сердюк и др., 1978; Khvedynich, Bannikova, 1983).

В настоящее время по мере развития наших знаний «митотическая» гипотеза получила несколько иную интерпретацию в связи с изменениями физико-химического порядка, обнаруженными мною при параллельном анализе поведения как спермиев, так и ядерных элементов в ходе митоза в клетках меристематических тканей; эти данные изменили взгляд на природу расхождения спермиев при премитотическом типе оплодотворения (Навашин, Герасимова-Навашина, 1958; Герасимова-Навашина, 1978, 1980; Gerassimova-Navashina, 1982; Герасимова-Навашина, Сальникова, 1982).[1]

Как оказалось, сильно хроматизованные спермии у видов *Crepis*, действительно блокированные на стадии телофазы (G_0), не осуществляют в зародышевом мешке сразу своего ана-телофазного расхождения, как предполагалось ранее, а возобновляют ход своего прерванного развития, вступая в дальнейший цикл митотических превращений. Однако если в ходе митоза меристематических клеток хромосомы в телофазе освобождаются от своего РНК-компонента (матрикса) в кариолимфе сестринских ядер, когда, как известно, происходят деконденсация хромосом и выделение ядрышка, то в ходе оплодотворения хромосомы, составляющие спермии, освобождаются от РНК-компонента в условиях зародышевого мешка, очевидно, после растворения их мембранных оболочек, что и составляет замеченную уже ранее (Gerassimova, 1933) сущность их морфолого-функционального превращения. Происходит это, очевидно, под влиянием ферментативной деятельности содержимого зародышевого мешка, а возможно, и разрушающихся в это время синергиды и вносимого содержимого пыльцевой трубки. После указанных превращений комплексы спермиев, составленные теперь в основном из ДНК-протеидов, получают способность взаимно отталкиваться друг от друга, попадая одновременно в женские клетки, в ядрах которых и наступает окончательное завершение их митотического цикла — сначала вступление в интерфазный период G_1, а после полной деконденсации их хромосом и выделения ядрышка — в интерфазный период S зиготы, т. е. так, как это постулировалось «митотической» гипотезой.

Я могла сделать этот вывод (Gerassimova-Navashina, 1982) на основании того открытого мною нового факта, что в ходе митоза меристематических клеток в начальных его фазах (ранняя профаза), когда хромосомные структуры еще лишены РНК-компонента и состоят только из ДНК-протеидов, эти структуры обнаруживают тоже воочию видимое отталкивание друг от друга, которое умеряется лишь в поздней профазе, когда хромосомные нити облекаются в изолирующий их РНК-компонент (матрикс).

Оттолкнувшись так или иначе друг от друга и одновременно попав в женские клетки, ядра спермиев, по-видимому, двигаются здесь по иному принципу, а именно: они приближаются к «динамическим центрам» этих клеток, где в это

[1] Факты эти были установлены в основном на красочных реакциях, позволяющих в настоящее время разделять обе нуклеиновые кислоты, а также и белки, им сопутствующие, входящие в состав хроматина; авторы этих достижений указаны в приводимых работах.

время и лежат женские ядра, как я указывала и ранее (Герасимова-Навашина, 1955). Особенно это показательно там, где ядро центральной клетки лежит на далеком расстоянии от яйцеклетки, часто в узком тяже цитоплазмы, иногда у самого ее халазального конца. Наиболее характерным примером является *Galtonia candicans* Deche. (Герасимова-Навашина, 1980), где ядро спермия двигается вдоль очень длинного здесь тяжа цитоплазмы, находя в конце его как бы свой «динамический центр». Это происходит благодаря структурно-физиологическим свойствам цитоплазмы указанной клетки, которая у *Galtonia candicans* предельно вакуолизирована, и поэтому спермий двигается здесь наподобие того, как это имеет место в условиях пыльцевой трубки, где движение морфологических элементов изучались Навашиным (1968) и где, как он установил, мужские половые элементы останавливаются недалеко от конца пыльцевой трубки, находя здесь как бы динамическое равновесное состояние двух направленных навстречу друг другу токов цитоплазмы. Наиболее правильное объяснение этому явлению, имеющему место в пыльцевой трубке, дала С. Н. Коробова (1979), которая указала, что спермии в пыльцевой трубке занимают определенное и постоянное положение, несмотря на ее непрерывный рост, именно потому, что в ней все время образуются каллозные пробки, что и сохраняет неизменными ее протоплазматические размеры и расположение ее динамического центра, в котором и остаются все время лежать спермии или спермиогенная клетка.

В недавнее время O. Erdelská (1983) при помощи кинофотосъемки на живом материале прямо показала, что у *Galanthus nivalis* L. ядро второго спермия передвигается в центральной клетке медленнее, чем струи цитоплазмы, постоянно циркулирующие в любой клетке. Следовательно, стало совершенно очевидно, что не потоки цитоплазмы несут здесь спермий к женскому ядру, как это полагал еще E. Strasburger (1900) для *Monotropa hypopitis*, а оно действительно стремится к «динамическому центру» клетки, т. е. туда, где в это время располагается ее собственное ядро в силу физико-физиологического и структурного состояния этой клетки.

Остановимся несколько подробнее на рассмотрении биологии пыльцевых зерен.

Из многочисленных работ, а также из моих собственных наблюдений (Герасимова-Навашина, 1952) стало ясно, что количество пыльцы и ее физико-химические свойства очень важны не только для прохождения процесса оплодотворения, но и для более интенсивного развития семян, часто и всего плода, а иногда даже и развития всей завязи. Короче говоря, количество пыльцы часто определяет урожайность культуры в целом.

Итак, у покрытосеменных имеется пыльца двух родов — трехклеточная и двухклеточная; принципиальную разницу в строении и функционировании спермиев той и другой в ходе оплодотворения мы описали уже выше.

Впервые подробно развитие и образование двух спермиев в трехклеточном пыльцевом зерне я описала для сложноцветных — видов рода *Crepis* (Герасимова-Навашина, 1947а, б); позднее у тех же объектов это было подтверждено Хведынич (1972). К подобному же типу пыльцевых зерен относятся трехклеточные пыльцевые зерна злаков. У нас в стране над развитием спермиев пшениц работала Т. Г. Батыгина (1962, 1974), кукурузы — С. Н. Коробова (1961), А. А. Чеботарь (1972) и другие, ячменей — В. А. Поддубная-Арнольди (1976), О. А. Хведынич (1972) и др.

Позднее над развитием спермиев как у сложноцветных, так и у злаков работала С. С. Татинцева (1975). Очевидно, что у изученных этим автором форм спермии имеют несколько большее количество цитоплазмы, и поэтому они могут продвинуться в своем онтогенезе несколько далее, доходя даже до начала интерфазного состояния, так как у них обнаруживается небольшое ядрышко, причем сохраняется и некоторое количество цитоплазмы. Однако в дальнейшем, как описывает автор, у такого рода спермиев цитоплазма исчезает, их ядра теряют ядрышки и тоже становятся сильно компактными вытянутыми телами. Видимо,

все эти процессы идут здесь при созревании пыльцевых зерен: у злаков это часто связано с накоплением в них крахмала, в связи с чем и происходит сильное обезвоживание цитоплазмы, и поэтому спермии в зрелых пыльцевых зернах принимают указанный вид.

Поскольку количество цитоплазмы у таких спермиев становится минимальным, их ядра теряют кариолимфу, а вместе с тем и ядрышко, так как известно, что последнее может возникать только в кариолимфе. Татинцева же показала, что в ходе развития *Elytrigia repens* (L.) Desk и *Aegilops sqvarrosa* L. на определенном этапе происходит даже выталкивание из спермиев уже образовавшихся в них ядрышек. Это, конечно, обусловлено их сильным обезвоживанием — утратой их ядрами кариолимфы, и, безусловно, связано с усыханием пыльцевого зерна к моменту его созревания, т. е. обезвоживанием его цитоплазмы, хотя сама Татинцева это явление объясняет иначе.

Спермии-ядра в трехклеточной пыльце у разных растений различаются по своим размерам, что, очевидно, зависит от числа и размеров их хромосом. Особенно это показательно для видов пшеницы, где размеры как пыльцы, так и спермиев соответствуют их полиплоидному ряду (Батыгина, 1962, 1974).

Однако было бы поистине невероятным, если бы у всех растений развитие трехклеточной пыльцы происходило единообразно. Оно, конечно, происходит поразному и часто связано с эколого-географическими условиями, чему, кстати сказать, подвержены и другие эмбриологические структуры и процессы. Я укажу только, что, например, В. К. Симоненко и С. М. Колесников (1965) видели у кукурузы в пыльцевых зернах спермии овальной формы и тоже с небольшим ядрышком в их ядрах. Однако Коробова (1961) у кукурузы таковых в пыльцевых зернах не отмечает. Возможно, что это различие связано со временем и количеством образования в пыльцевых зернах кукурузы крахмальных зерен, которые здесь образуются в большом изобилии, занимая почти все пространство пыльцевого зерна. Однако число крахмальных зерен может варьировать от сорта к сорту и часто обусловлено экологическими факторами, от которых зависят сроки и степень созревания пыльцы.

Попробуем определить, у каких групп растений и в связи с какими условиями образуется пыльца того или иного рода.

Ряд авторов (Финн, 1926, 1927, 1928; Финн, Руденко, 1930; Руденко, 1956, 1957, 1959, 1963) много работал над вопросом филогенетического значения возникновения трехклеточной пыльцы из двухклеточной, которая в основном, как им казалось, свойственна более примитивным таксономическим единицам. J. L. Brewbaker (1967) проанализировал 2000 видов цветковых и установил, что действительно все примитивные цветковые имеют двухклеточную пыльцу, однако им же установлено, что трехклеточная пыльца возникала в разных группах многократно в ходе эволюции мужского гаметофита. Позднее над эволюцией мужского гаметофита и его значением для систематики работала Л. Я. Якобсон (1973, 1975, 1978, 1982).

Как Руденко (исследовал до 150 видов), так и Brewbaker не обнаружили ни одного случая, чтобы двухклеточная пыльца возникала из трехклеточной. Зато Brewbaker установил, что многие систематические группы имеют как трех-, так и двухклеточную пыльцу. Следовательно, можно сделать заключение, что признак этот не имеет филогенетического значения. К сходному заключению пришли Brewbaker и Якобсон (1978).

От чего же зависит возникновение и существование трехклеточной пыльцы? Мне кажется, что тут имеет место ряд факторов. В первую очередь это зависит от сокращения сроков от опыления до оплодотворения (Герасимова-Навашина, 1947а), т. е. сокращения сроков продолжительности существования мужского гаметофита, где он является по существу участником оплодотворения в форме «гамоцита». Здесь его жизнедеятельность коротка — ему надо быстро выполнить свое назначение. К сходной же мысли пришла и Якобсон (1975, 1978).

Следовательно, уже при опылении мужской гаметофит должен быть готов к выполнению своей функции. Действительно, такое положение имеется у злаков (Герасимова-Навашина, Батыгина, 1959), у сложноцветных и других семейств, где скорость прорастания пыльцы и попадания спермиев в зародышевый мешок очень велика. Чаще всего это происходит в считанные минуты, как и сам процесс слияния гамет и даже начало развития оплодотворенных женских клеток. А именно пыльца начинает прорастать на рыльце немедленно, спермии в зародышевом мешке обнаруживаются через 15—20 мин, их слияние часто заканчивается за 30—40 мин (премитотический тип оплодотворения).

К этим двум хорошо изученным семействам, исследованным Герасимовой-Навашиной, Поддубной-Арнольди, Батыгиной, Коробовой, Хведынич и другими, в настоящее время мы можем присоединить еще ряд представителей покрытосеменных. Наш анализ показал, что трехклеточная пыльца имеется в основном у всех растений с мелкими цветками, имеющими короткие столбики или даже сидячие рыльца, несущими иногда односеменные плоды; часто они не относятся к одним и тем же систематическим группам.

Мы могли сделать это заключение на основании анализа небольшой таблицы, составленной Руденко (1956), где он приводит ядерно-цитоплазматические отношения спермиев, деля их на бедно-, средне- и многоплазменные. При анализе этой таблицы оказалось, что все бедноплазменные спермии принадлежат пыльцевым зернам растений с мелкими быстро отцветающими цветками, а богатоплазменные — в пыльцевых трубках, где имеются крупные цветки с длинными столбиками и большим числом семяпочек в завязи, т. е. в тех условиях, когда мужскому гамоциту необходимо долгое пребывание в женской сфере (как крайний случай, конечно, орхидные, но и многие другие). К сожалению, у меня нет места продолжить анализ указанных данных Руденко и Brewbaker. Однако и из этого правила имеются исключения. Например, у смородины, как известно, цветки мелкие, столбик короткий, но пыльца двухклеточная; однако ее прорастание, по Якобсон (1982), на рыльце очень задерживается и происходит только через 24 ч после опыления. То же отметила Э. Я. Кабаснидзе (1983).

Здесь, очевидно, ответ надо искать в цитохимических свойствах содержимого пыльцевых зерен, а возможно, и других факторах, определяющих ферментативную деятельность выделяющихся растворов на рыльцах указанных растений. И действительно, как уже показала Якобсон (1982), исследовав на ультрамикроскопическом уровне пыльцевые зерна смородины, у них имеется большое количество липидных образований и, конечно, подобные жировые образования будут растворяться медленнее, чем, например, крахмал у злаков, у которых пыльца прорастает значительно быстрее.

В заключение выскажу еще несколько замечаний по отношению к женской сфере. Если у покрытосеменных имеется такое большое разнообразие в процессе оплодотворения со стороны мужской сферы, приспособленной и по существу наследственно закрепленной к определенным морфо-биолого-экологическим факторам, то мы можем ожидать то же и со стороны женской сферы. Я укажу лишь на две изученные мною крайние формы. С одной стороны, это сложноцветные и злаки, у которых деление первичного ядра эндосперма начинается при благоприятных условиях уже через 3—4 ч, а зигота делится уже через 6 ч, хотя скорость прохождения процесса зависит от температурных условий (Gerassimova, 1933). У представителя лилейных *Galtonia candicans* те же процессы наступают соответственно через 48 и 72 ч (Герасимова-Навашина, 1980); происходит это, по-видимому, потому, что цитоплазма сильно вакуолизированного зародышевого мешка обеднена рибопротеиновыми элементами и, как показали наблюдения, только антиподальный аппарат способствует здесь дальнейшему развитию зиготы.

В то время как антиподы у многих растений являются эфемерными образованиями, у *Galtonia* — это сильно развитый аппарат с крупными

высокополитенными ядрами; и если антиподы пшениц, также сильно развитые и имеющие высокополитенные ядра, заканчивают свое развитие к моменту опыления (Ивановская, 1976), то у *Galtonia* они продолжают еще долгое время после опыления развиваться и в ходе оплодотворения функционировать. Рибопротеиновые элементы, просматриваемые даже в световой микроскоп в виде полирибосом, начинают поступать из антипод сначала в халазальный район, где и начинается деление клетки зачатка эндосперма, а затем наблюдаемые по тяжу цитоплазмы поступают к микропилярному концу — к зиготе. Если бы не это явление, то, возможно, зигота у *Galtonia* вообще не начала бы своего развития, так как она здесь сильно вакуолизирована, обеднена цитоплазмой, а ее ядро находится в угнетенном состоянии. Антиподы же в это время быстро подают лежащему в халазальном конце первичному ядру эндосперма свои вещества, и поэтому его начавшееся энергичное деление дает возможность развиваться быстрее и зародышу.

Приведем еще один пример, не лишенный значения, относительно того, что вышеописанные нами типы оплодотворения часто не имеют систематического значения (хотя это отмечалось уже нами и ранее), а зависят в основном от морфоэкологических структур. Так, например, у лилейных (*Lilium regale* L.) мы имеем типичное прохождение процесса оплодотворения по постмитотическому типу (Герасимова-Навашина, 1962): здесь процесс идет медленно благодаря, очевидно, довольно длинному пестику и завязи в целом. С другой стороны, у представителя того же семейства *Scilla sibirica* Andr. (Герасимова-Навашина, Батыгина, 1958) — раннего эфемера — все процессы проходят довольно быстро, так как цветки у него весьма мелкие, пестик короткий и хотя спермиогенная клетка тоже делится в тканях столбика, но образующиеся спермии имеют очень мало цитоплазмы, поэтому они остаются сильно хроматизированными и, попадая в зародышевый мешок, вскоре погружаются в женские клетки, только здесь заканчивая свой цикл, что можно обнаружить по выделению ими ядрышка, т. е. процесс этот проходит как бы по более ускоренному типу — премитотическому.

Таким образом, в общей форме для всех покрытосеменных мы можем сделать следующий вывод: двойное оплодотворение хотя и охватило по существу все группы высших растений, но действительно обнаружило огромное богатство форм и выражений. Поэтому для генетика и селекционера в первую очередь необходимо знание биологии особенностей развития половых элементов и прохождения процесса оплодотворения каждой конкретной культуры в тех или иных конкретных условиях для проведения с ней практической работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б. Микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна у пшениц // ДАН СССР. 1962. Т. 142. С. 1205—1208. — *Батыгина Т. Б.* Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974. 206 с. — *Беляева Н. С.* Развитие зародышевого мешка и оплодотворение у покрытосеменных: Автореф. дис. . . .д-ра биол. наук. Л., 1977. 35 с. — *Герасимов И. И.* Некоторые замечания о функции клеточного ядра // Фаминцын А. С. и др. Избранные сочинения. М.; Пг.: Госиздат, 1923. С. 123—129. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Морфологические данные о цитоплазме мужского гаметофита у *Crepis* // ДАН СССР. 1947а. Т. 56, № 4. С. 415—418. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* О развитии и строении спермиев у *Crepis* // Там же. 1947б. Т. 56, № 6. С. 643—646. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* О поведении спермиев в пыльцевой трубке у *Crepis* // Там же. 1947в. Т. 57, № 3. С. 285—288. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Митотическая гипотеза двойного оплодотворения // Там же. 1947г. Т. 57, № 4. С. 395—398. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. 1951. Вып. 2. С. 294—355. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* К цитолого-эмбриологическому пониманию процесса опыления // Там же. 1952. Вып. 3. С. 165—211. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Двойное оплодотворение покрытосеменных, его природа и происхождение: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1955. 39 с. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Оплодотворение как онтогенетический процесс // Бот. журн. 1957. Т. 42, № 11. С. 1654—1673. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* О гаметофите и об основных чертах развития и функционирования воспроизводящих элементов у покрытосеменных растений // Проблемы ботаники. 1958. Вып. 3. С. 125—165. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Цитологические данные о стимуле

к развитию клеток зародышевого мешка // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. 1962. Вып. 5. С. 238—249. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Двойное оплодотворение покрытосеменных и некоторые его теоретические аспекты // Проблемы эмбриологии. Киев: Наук. думка, 1971. С. 113—152. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Двойное оплодотворение и митоз // Тез. докл. VII Всесоюз. симпоз. по эмбриологии растений. Киев: Наук. думка, 1973. Ч. 3. С. 15—17. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Двойное оплодотворение и митоз // Цитология и генетика. 1980. № 6. С. 69—81. — *Герасимова-Навашина Е. Н., Батыгина Т. Б.* Процесс оплодотворения у *Scilla sibirica* Andr. // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 7, С. 959—988. — *Герасимова-Навашина Е. Н., Батыгина Т. Б.* О ходе слияния половых ядер при оплодотворении у злаков // ДАН СССР. 1959. Т. 124, № 1. С. 223—226. — *Герасимова-Навашина Е. Н., Гуляев В. А.* Некоторые данные об ультраструктуре клеток зародышевого мешка *Crepis capillaris* (L.) Wallr. после опыления // Бюл. ГБС АН СССР. 1973. № 89. С. 14—20. — *Герасимова-Навашина Е. Н., Сальникова Т. В.* Влияние этиленимина и диметилсульфата на ядра растительных клеток // Цитология и генетика, 1982. № 4. С. 7—11. — *Гургенова М.* Оплодотворение у *Phelipaea ramosa* // Сб. им. С. Г. Навашина. М.: Изд-во Тимирязевского НИИ, 1927. С. 157—164. — *Ивановская Е. В.* Цитоэмбриологическое исследование пшеницы и ее отдаленных гибридов: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. М., 1976. 34 с. — *Кабаснидзе Э. Я.* Эмбриология представителей *Grossulariaceae* в условиях высокогорья Грузии: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Тбилиси, 1983. 22 с. — *Коробова С. Н.* Эмбриологическое исследование кукурузы: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1961. 19 с. — *Коробова С. Н.* Движение спермиев покрытосеменных растений в пыльцевой трубке и в зародышевом мешке // Актуальные вопросы эмбриологии покрытосеменных. Л.: Наука, 1979. С. 5—19. — *Навашин М. С.* Пыльцевая трубка покрытосеменных растений как полярно-дифференцированная система // Материалы Всесоюз. симпоз. по эмбриологии растений. Киев: Наук. думка, 1968. С. 141—146. — *Навашин М. С., Герасимова-Навашина Е. Н.* Об изучении клеточных процессов на фиксированном материале // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 2. С. 167—177. — *Навашин С. Г.* Новые наблюдения над оплодотворением у *Fritillaria tenella* и *Lilium martagon* // Дневник X съезда русских естествоиспытателей и врачей. Киев, 1898. Т. 6. С. 16—21. — *Навашин С. Г.* Об оплодотворении у сложноцветных и орхидных // Изв. Императ. Акад. наук. 1900. Т. 13, № 3. С. 335—340. — *Навашин С. Г.* О самостоятельной подвижности мужских половых ядер у некоторых покрытосеменных растений // Зап. Киев. о-ва естествоиспытат. 1910. Т. 20, вып. 4. С. 321—336. — *Навашин С. Г.* Опыт структурного изображения свойств половых ядер // Юбилейный сборник, посвященный И. П. Бородину. Л., 1927. С. 94—114. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 508 с. — *Руденко Ф. Е.* Развитие мужского гаметофита покрытосеменных // Проблемы современной эмбриологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1956. С. 58—63. — *Руденко Ф. Е.* Строение мужских гамет покрытосеменных // Науч. зап. Ужгород. гос. ун-та. Ботаника. 1957. Т. 23. С. 3—35. — *Руденко Ф. Е.* Значение мужского гаметофита для систематики покрытосеменных (*Angiospermae*) // Бот. журн. 1959. Т. 44, № 10. С. 1467—1475. — *Руденко Ф. Е.* Исследование мужских клеток у лилейных // Бюл. ГБС АН СССР. 1963. Вып. 49. С. 76—82. — *Сердюк Л. С., Хведынич О. А., Банникова В. П.* Изучение функционального состояния нуклеиновых кислот ядер сливающихся гамет табака // ДАН СССР. 1978. Т. 241, № 3. С. 730—732. — *Симоненко В. К., Колесников С. М.* Биология развития пыльника и пыльцевого зерна кукурузы // Биология оплодотворения и гетерозис культурных растений. Кишинев, 1965. Вып. 3. С. 97—114. — *Татинцева С. С.* Образование и развитие спермиев у некоторых покрытосеменных. I. *Poaceae* (*Gramineae*); II. *Asteraceae* (*Compositae*) // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 12. С. 1707—1720. — *Фінн В. В.* Чоловічі клітини скрипопасінньових рослин. II. Сперматогенез у *Vincetoxicum nigrum* та *V. officinale* // Київ, інст. нар. освіти. 1926. № 1. С. 129—132. — *Финн В. В.* К вопросу о существовании мужских клеток у покрытосеменных растений // Сб. им. С. Г. Навашина. М.: Изд-во Тимирязевского НИИ, 1927. С. 121—144. — *Финн В. В.* Мужские клетки у покрытосеменных растений и сперматогенезис у *Vinca minor* и *V. herbacea* // Изв. Киев. ботан. сада. 1928. Вып. 7—8. С. 1—11. — *Финн В. В., Руденко Ф. Е.* Сперматогенез и оплодотворение у *Orobanchaceae* // Там же. 1930. Вып. 11. С. 67—82. — *Хведынич О. А.* Процесс оплодотворения и ранние стадии развития зародыша и эндосперма при отдаленной гибридизации: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1972. 24 с. — *Хведынич О. А., Овсянникова О. В., Банникова В. П.* Асинхронное преобразование хроматина мужских и женских гамет в процессе оплодотворения // Тез.докл. VII Всесоюз. симпоз. по эмбриологии растений. Киев: Наук. думка, 1978. Ч. 1. С. 55—58. — *Чеботарь А. А.* Эмбриология кукурузы. Кишинев: Штиинца, 1972. 384 с. — *Якобсон Л. Я.* К эволюции мужского гаметофита покрытосеменных // Половой процесс и эмбриогенез растений. М., 1973. С. 289—290. — *Якобсон Л. Я.* К эволюции мужского гаметофита покрытосеменных // Тез. докл. XII Междунар. ботан. конгр. Л.: Наука, 1975. С. 270. — *Якобсон Л. Я.* Основные закономерности эволюции мужского гаметофита покрытосеменных // Тез. докл. VI Делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, 1978. Т. 1. С. 98—99. — *Якобсон Л. Я.* Об ультраструктуре пыльцы и пыльцевых трубок смородины черной // Цитолого-эмбриологические и генетико-биологические основы опыления и оплодотворения растений: Материалы Всесоюз. совещ. Акад. с.-х. наук. Киев: Наук. думка, 1982. С. 378—379. — *Brewbaker J. L.* The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the Angiosperms // Amer. J. Bot. 1967. Vol. 54, N 9. P. 1069—1083. — *Cass D. D.* An ultrastructural and Nomarski-interference study of the sperms of barley // Canad. J. Bot. 1973. Vol. 51, N 3. P. 601—605. — *Coccuci A. E.* Aspectos ultrastructurales de la Fertilization en angiospermas // Kurtziana. 1981. T. 14. P. 41—62. — *Erdelská O.* Microcinematographical investigation of the female gametophyte, fertilization and early embryo and endosperm development // Fertilization and Embryogenesis in ovulated Plants. Abstr. High Tatra. Bratislava: VEDA, 1982. P. 49—54. — *Gerassimova H.* Fertilization in Crepis capillaris // La Cellule. 1933. Vol. 42. P. 101—

144. — *Gerassimova-Navashina H.* Some cytological aspects of double fertilization // Rev. Cytol. et Biol. végét. 1969. T. 32, fasc. 3—4. P. 301—308. — *Gerassimova-Navashina H.* The process of double fertilization in Angiosperms and mitotic cycle of the cell // Phytomorphology. 1982. Vol. 32, N 2—3. P. 222—233. — *Howard A., Pelc S. R.* Synthesis of RNA in normal and irradiated cells and its relation to chromosome breakadge // Heredity. 1953. N 6. P. 261—273. — *Khvedynich O. A., Bannikova V. P.* Chromatin transformations in fertilized nuclei of embryo sac // Fertilization and Embryogenesis in ovulated Plants. Abstr. High Tatra. 1982. Bratislava: VEDA, 1983. P. 257—259. — *Madge M.* Spermatogenesis and fertilization in the cleistogamous flower of *Viola odorata* var. *precox* // Gregory. Ann. of Bot. 1929. Vol. 42. P. 545—577. — *Strasburger E.* Einige Bemerkungen zur Frage nach der «doppelten Befruchtung» bei den Angiospermen // Bot. Ztg. Jahrb. 1900. Bd 59, N 19—20. S. 24. — *Taylor I. H., Woods P. H., Huges W. L.* The organization and duplication of chromosomes as revealed by autographis studies using tritium labelled timidine // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1957. Vol. 43. P. 122—134. — *Wolfsberg M. F.* Cell population kinetics in the epithelium of the forcstomack of the mouse // Exp. Cell. Res. 1964. Vol. 35. P. 119—131. — *Wylie R. B.* Some aspects of fertilization in Vallisneria // Amer. J. Bot. 1941. Vol. 28, N 2. P. 169—174.

Институт химической физики АН СССР,
Москва.

Получено 11 XII 1986.

SUMMARY

An analysis of double fertilization in angiosperms from the point of view of the mitotic hypothesis of double fertilization proposed by the author is given. The hypothesis has been developed in conformity mith S. G. Navashin's finding of great diversity of the process in different members of angiosperms. It was also supplemented with some new cytochemical and cytophysical data, which had been obtained by the author in the course of the further study of mitosis and nucleocytoplasmic interactions within cells.

УДК 581.5(567)

©

П. К. Закиров

ОЧЕРК РАСТИТЕЛЬНОСТИ ИРАКА

P. K. Z A K I R O V. OUTLINE OF THE IRAQ VEGETATION

Приводятся общий очерк растительности по типам местообитаний и перечень основных растительных формаций, распространенных в Ираке, закономерности распределения растительности в зависимости от геологического и геоморфологического строения территории и смен почвенно-климатических условий. Дается геоботаническое районирование с описанием 7 геоботанических округов.

В течение 1977—1979 гг., работая в Иракской Республике, мы изучали растительность для оценки естественной кормовой базы страны. Поскольку в нашей стране в ботанической литературе имеются лишь весьма скудные и достаточно противоречивые данные, считаем полезным опубликовать, хотя бы в общих чертах, характеристику растительного покрова этой страны.

Иракская Республика расположена в центральной части Ближнего Востока и представляет собой в основном равнинную страну. Только на севере и северо-востоке имеется цепь гор высотой 3000—3500 м над ур. м. Сама равнинная территория имеет различную высоту и состоит из Месопотамской низменности, расположенной на высотах менее 100 м над ур. м. в Нижней Месопотамии и до 300 м над ур. м. — в Верхней (Джазира), а также пустынного плато с высотными отметками до 900 м. Все это вносит значительное разнообразие в растительный покров и определяет наличие высотной поясности растительности.

Из почв автоморфного ряда широкое распространение имеют серо-бурые пустынные почвы, на которых развивается так называемая гипсофильная растительность, а также пески и песчаные пустынные почвы с псаммофильной растительностью.

В горах распространены формации горной полупустыни, пырейно-разнотравной степи, горных лесов, высокогорных колючеподушечников и альпийских лугов.

Ниже приводим список наиболее распространенных и характерных формаций растительного покрова Ирака, который составлен по результатам исследований в период с 1977 по 1979 г. и на основании литературных данных (Long, 1956; Chapman, 1957; Guest, Al-Rawi, 1966; Al-Ani et al., 1970; Serkahia, 1971; Al-Khateeb, 1973, 1978; Thalen, 1974 a, b, и др.).

Растительность высокогорий

Формации колючеподушечников: Astragaleta gossypinus, A. russellii (Tragacantheta), Acantholimoneta, Onobrychideta cornutae. Формации колючетравные: Cousinieta spp.

Формации высокогорных лугов: Alchemillieta alpinae, Gentianeta asclepias, Polygoneta septentrionalae, Myosotieta alpestris.

Растительность средневысотных гор

Формации листопадных лесов и кустарников: древесные — Querceta aegilops, Querceta infectoria, Querceta libane, Acereta, Pistacieta atlanticae; кустарниковые — Lonicereta arboreae, Anagyreta foetidae.

Формации хвойных лесов: Pineta brutiae, Junipereta oxycedri.

Формации горных лугов: Prangeta ferulaceae, Prangeta ulopterae, Cirsieta, Achilleta vermiculatae, Stachydeta lavantulifoliae.

Растительность предгорий

Формации горных субтропических степей: Herbeta varia, Agropyreta sp. sp., Hordeeta bulbosae, Gundelieta tournefortii.

Формации горной полупустыни: Hordeeta spontaneum, Brometa danthoniae, Aegilopeta speltoides, Phlomieta confertae, Centaurieta behen, Asphodeleta aestivi, Poëta.

Растительность равнин

Эфемеровая растительность

Формации: эфемероидовые — Cariceta—Poëta; эфемеровые — Stipeta capensis, Ephemereta variae.

Галофильная растительность

Формации: кустарниковые — Nitrarieta retusae, Seidlitzieta rosmarini, Tamariceta floridae; полукустарниковые — Halocnemeta strobilaceae, Suaedeta mesopotamicae; травянистые — Climacoptereta sp., Salsoleta longifoliae.

Гипсофильная растительность

Формации: кустарниковые — Zizyphueta nummulariae, Licieta barbarum, Hammadeta salicornici, Hammadeta articulatae, Ephedreta alatae, Zilleta spinosae; полукустарничковые — Cornulaceta leucanthae, Artemisieta herbae-albae, Anabaseta setiferae, Salsoleta orientalis, Anvilleeta garcini, Helianthemieta lippii, Zygophylleta coccinei; травянистые — Achilleeta fragrantissimae, Peganeta harmalae, Convolvuleta oxyphylli, Resedeta muricatae, Pulicarieta guestii, Salsoleta longifoliae, Bienertieta cyclopterae.

Литофильная растительность

Формации полукустарниковые: Noaeta mucronata, Astragaleta spinosae.

Псаммофильная растительность

Формации: кустарниковые — Haloxyleta persici, Calligoneta comosi; полукустарниковые — Rhanterieta epapposi; травянистые — Stipagrostieta plumosae (Aristideta plumosae).

Пойменная растительность

Формации: древесные — Populeta euphraticae; кустарниковые — Tamariceta sp., Rubieta tinctori; травянистые — Glycyrrhizeta glabrae; Junceta rigidae, Aeluropideta littoralis, Alhagieta maurori.

Болотная растительность

Формации: Typheta domingensis, Phragmiteta australis.

Вторичная (сорная) растительность

Формации: Prosopideta farctae, Aeluropideta litoralis, Alhagieta maurori.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ИРАКЕ

Общие закономерности распределения растительности зависят от геологических, орографических, климатических и почвенных условий территории.

Рельеф и распределение растительности

Высокие горы в Ираке отличаются значительной расчлененностью рельефа, сочетанием каньонов и узких долин с резко выраженными горными сооружениями. Сложены они эффузивными и метаморфизированными отложениями палеозоя. Высокогорная растительность, или высокогорная зона, здесь представлена двумя типами растительности: альпийских лугов и колючеподушечников — и характеризуется отсутствием древесной и кустарниковой растительности.

Колючеподушечники состоят из видов родов *Astragalus*, *Acanthophyllum* и *Onobrychis*, доходят до высот 2750—3500 м над ур. м. и сменяются альпийскими лугами.

В отличие от высокогорий других регионов Ирано-Туранской ботанико-географической подобласти (например, Средней Азии) на территории Ирака отсутствуют такие типы растительности, как горные дерновинные степи, альпийские ковровые лужайки и высокогорные холодные пустыни.

Средневысотные складчатые горы характеризуются сравнительно пологими северо-восточными и крутыми юго-западными склонами. Складки сложены в основном породами меловой системы и отложениями неогена. Эта часть представляет собой зону распространения горных широколиственных листопадных лесов и кустарников. Наиболее характерны здесь формации дубовых лесов и редколесий (*Quercus aegilops, Q. libani, Q. infectoria*).

Горные леса занимают ступень между 700 и 2750 м над ур. м. Количество атмосферных осадков здесь колеблется от 700 до 1400 мм в год. G. Chapman (1957) разделил «лесную зону» на нижнюю сухую, среднюю и верхнюю влажные зоны. В нижней сухой зоне растут *Quercus aegilops* и *Pistacia atlantica*, в средней зоне — *Quercus aegilops* и *Q. infectoria*, а в верхней — *Quercus libani* и *Q. infectoria*. Сосново-дубовые леса и горные приречные леса, по его данным, составляют подтипы средней зоны.

Низкие горы — это расчлененные горные гряды и куполовидные поднятия на пологоскладчатых структурах комплекса пород неогена и плейстоцена. На них распространены пырейно-разнотравные степи (*Agropyron* sp. sp., *Hordeum bulbosum*, Herba varia xeromesophytica) и эфемерово-разнотравная (Ephemerae, Herba varia mesoxeriphytica) растительность — характерные для гор Ирано-Туранской подобласти.

Надо сказать, что экология и «степных» видов, и *Quercus aegilops* такова, что они в равной степени могут доминировать на одних и тех же высотах, что и наблюдается в ряде мест.

Горные полупустыни и сухие пырейно-разнотравные степи, распространенные в зоне предгорий на высоте от 350—500 до 500—700 м над ур. м., состоят из формаций различных злаков и разнотравья. Из злаков наиболее характерны

Hordeum spontaneum, *Agropyron* sp. sp., *Bromus danthonia*, *Aegilops speltoides* и др., а из разнотравья — *Phlomis curdica, Ph. bruguieri, Achillea conferta, Centaurea behen* и *Gundelia tournefortii.*

В литературе (Guest, Al-Rawi, 1966) отмечается, что некогда на территории нынешних «степей» были распространены ксерофильные деревья и кустарники — заросли фисташки *Pistacia khinjuk, P. mutica*, миндаля *Amygdalus orientalis*, а также *Cerasus microcarpa* и более мезофильного *Crataegus azarolus.* Эта зона широко используется в течение многих веков под богарное и поливное земледелие, и к настоящему времени там остались лишь небольшие клочки сильно деградированной естественной растительности. Годовое количество атмосферных осадков здесь составляет от 250—300 до 500—700 мм.

Межгорные и предгорные впадины и прогибы — это районы богарного и отчасти поливного земледелия.

Денудационные равнины Джазиры заняты в основном эфемеровыми пустынями. Они по сути представляют собой первую ступень вертикальной поясности и являются как бы переходной полосой между пустынями и горами (предгорьями). В связи с таким положением подгорные равнины различных частей Древнесредиземноморской обл. одни авторы (Попов, 1927; Коровин, 1934, 1961, и др.) относят к равнинным, другие (Прозоровский, 1940; Родин, 1958; Лавренко, 1962) — к горным подпровинциям. E. R. Guest и Al-Rawi (1966) растительность Джазиры относят к сухим степям (в отличие от растительности предгорий, которую они называют влажными степями).

Наиболее широко распространены здесь следующие формации и ассоциации — осочково-мятликовая (Cariceto—Poeta), эфемерово-колючеастрагаловая (*Astragalus spinosus*, Ephemerae), эфемерово-адраспановая (*Peganum harmala*, Ephemerae), эфемерово-полынная (*Artemisia herba-alba*, Ephemerae) и др.

Пластовые равнины аридно-денудационной обработки занимают огромные площади в Ираке и в Сахаро-Синдской подобласти вообще. Высота их в Ираке колеблется в больших пределах — от 100 м (в Южной пустыне) и до 800 м над ур. м. (в Западной пустыне). Поверхность, как правило, покрыта щебнем и камнями различной величины. Почвы серо-бурые и красные пустынные, главным образом маломощные, легкого механического состава. Наиболее типичными и широко распространенными растениями — эдификаторами пластовых равнин и плато Ирака — являются прежде всего *Hammada salicornica* и *Artemisia herba-alba*, затем *Hammada articulata, Cornulaca leucantha, Anvillea garcini, Salsola orientalis, Anabasis setifera, Ephedra alata, Achillea fragrantissima, Zygophyllum coccineum, Helianthemum aegyptiacum, Astragalus spinosus, Noaea mucronata* и другие (последние два вида — на каменистых и щебнистых почвах). Формации этих ценозообразователей и являются в основном плакорными, климаксовыми и более или менее длительно существующими серийными, а следовательно, зональными сообществами. Жизненные формы эдификаторов пластовых равнин и плато с аридно-денудационной обработкой разнообразны, но преобладают, как и во всей пустынной области Древнего Средиземья, полукустарники и полукустарнички.

Эоловые равнины распространены в Южной пустыне (отчасти в Западной пустыне). Это эрги (бугристые и грядовые пески), которые либо лишены растительности, либо покрыты редкостойными гаммадниками (*Hammada salicornica*) и кандымниками (*Calligonum comosum*), чаще сообществами *Hammada salicornica* с псаммофильными травянистыми синузиями (в основном это *Aristida plumosa*).

Более широко в Южной пустыне, а местами и в Западной пустыне распространены реги (пологоволнистые, сложенные супесчано-песчаными отложениями мощностью около 0.5—1.0 м равнины). На них характерна формация сахаро-синдского полукустарника рантериума (*Rhanterium epapposum*) из семейства сложноцветных (в Южной пустыне) и анвиллеи (*Anvillea garcini*) (в Западной).

Аллювиальные равнины занимают в Ираке значительную площадь. Сформированы они деятельностью двух великих транзитных рек — Тигром и Евфратом, их притоками (Большой и Малый Забы, Диала, Адхейм и др.), а также временно действующими водотоками. Вся Нижняя Месопотамия представляет собой аллювиальную равнину. Большие песчаные массивы этого региона также являются отложениями водотоков, затем перевеянными и переотложенными на аллювиальные отложения (в отличие от эргов и регов Южной пустыни, где пески покрывают пластовые равнины).

Вся аллювиальная равнина, за исключением песчаных равнин и низменных солончаков и болот, освоена под поливное земледелие. Естественную растительность составляют сообщества формаций: Prosopideta ferctae, Alhagieta maurori, Aeluropodeta litoralis, Suaedeta mesopotamica, Glycyrrhizeta glabrae, Tamariceta sp. и др.

Песчаные массивы Нижней Месопотамии характеризуются бедной растительностью по сравнению с некоторыми другими регионами Сахаро-Гобийской пустынной области. Здесь нет бóльших сплошных массивов с саксаулом *Haloxylon persicum*, который встречается довольно редко. Песчаные массивы не закреплены растительностью. Нет также больших массивов одного из немногих здесь видов джузгуна *Calligonum comosum.* Род наиболее полиморфен в Туранской части Ирано-Туранской подобласти, и многие его виды являются доминантами и занимают там большие площади, закрепляя подвижные пески.

На песках и песчаных пустынных почвах правобережной части р. Евфрат широкое распространение имеют *Hammada salicornica* и *Aristida plumosa.*

Климат и распределение растительности

На территории Ирака имеют место два типа климата: континентальный субтропический (на севере страны) и континентальный тропический (на юге территории).[1] Эти типы климата в основном и определяют разделение страны на Ирано-Туранскую и Сахаро-Синдскую ботанико-географические подобласти.

Горная часть Ирака отличается ежегодным выпадением снега. Правда, выпавший снег вскоре тает, так как днем температура бывает положительной. Только в некоторых высокогорных районах снежный покров держится до лета или даже круглый год. Снегопады на остальной территории Ирака отсутствуют. Однако в редкие годы (раз в 10 лет) выпадение снега отмечено даже в Багдаде.

Годовое количество атмосферных осадков составляет от 100 мм и менее в пустыне до 900—1000 мм в горах. Так, в районе Сулеймании оно составляет 700 мм, а несколько севернее, например в районе Пенжвина, — 1000 мм, в районе же Киркука оно уже порядка 350—400, а в Ханакине — 300 мм. В Багдаде выпадает менее 150 мм осадков. Наименьшее количество осадков наблюдается в районах Нухаиба и Сальмана — 40—80 мм в год. Однако в количестве выпадающих осадков наблюдается большая межгодовая и внутригодовая изменчивость, и от этого зависит развитие или отсутствие эфемеровых синузий в пустынях. Осадки приурочены к осенне-зимнему и ранневесеннему периодам. Потом осадки не наблюдаются.

Как видно из вышесказанного, количество выпадающих атмосферных осадков на равнинной территории Ирака весьма неодинаково. С этим связаны и смена растительных формаций, изменение плотности поселения растений и флористического состава. Отнесение всех этих территорий к пустыням, конечно, условно. E. Guest (Guest, Al-Rawi, 1966), следуя Зохари, считает, например, что в Ираке за редким исключением пустыни отсутствуют, равнины Ирака он называет полупустынями, а пустынями — территории, совершенно или в значительной

[1] См. вклейку «Климатические пояса (по Б. П. Алисову)» к статье «Климат» БСЭ. Т. 12. С. 305.

мере лишенные растительности и непригодные для пастбищного использования. Причем он различает «климатические пустыни», которые занимают небольшую территорию на юге Ирака, и «почвенные пустыни» (солончаки, песчаные дюны и каменистые пустыни, лишенные растительности), а также «антропогенные пустыни», т. е. территории, лишенные растительности в результате пастбищной дигрессии. Все это, конечно, справедливо, и с этим нельзя не согласиться, но нам представляется, что термин «полупустыня» в данном случае также неприемлем. «Полупустыню», как и «степь», не следует понимать слишком широко (см. ниже), ибо термин «полупустыня» в первоначальном его понимании — переходная полоса между Евразиатской степной и «пустынной» зонами, и не следует относить все то, что не укладывается в понятия «степь» и «пустыня», к полупустыне. Весьма сомнительны также правомочность наименования «степь» и тем более отнесение к степной зоне растительности предгорий. Термины «полупустыня» и «степь» в таких случаях можно употреблять лишь с оговорками, какие это полупустыни или степи (например, зональные евразиатские степи или горные субтропические и т. п.). Лучше же, по-видимому, называть их особыми, может быть, местными названиями, так же как «степь», «прерии», «саванна» и т. д. (в Средней Азии, например, пустыню называют «чулем»).

Не вдаваясь в детали этого дискуссионного вопроса и сознавая известную долю условности, в данной статье мы различаем: настоящие пустыни (Eudeserta), т. е. территории, лишенные растительности; пустыни умеренные (Deserta) — территории с пустынными типами растительности: предгорную или эфемеровую пустыню с переходной растительностью между пустынями и предгорными типами и их сочетаниями.

Температурные условия также влияют на распределение растительности. Ирак отличается чрезвычайно высокими температурами в летний период. Здесь отмечены абсолютные максимумы температуры: 51.1 °C в Мосуле (июль, 1937), 51.1 °C в Багдаде (июль, 1978), 50.6 °C в Басре (июль, 1956). Абсолютные минимумы отмечены: в районе Сулеймании — −18 °C (январь), в Мосуле — −11.4 (1925), в Рутбе — −14 (1964), в Багдаде — −8.5 (1964), в Басре — −4.7 °C (1964). На всей территории Ирака (даже на севере) отрицательные среднемесячные температуры не наблюдаются. Как видно, на юге в районе г. Басра зимы наиболее теплые, минусовые температуры крайне редки и абсолютный минимум выше, чем в других регионах. По-видимому, именно с этим связано широкое распространение в Южной пустыне между Бусайя и Зубейра южно-сахаро-синдского (или, может быть, даже северо-судано-деканского) вида — полукустарника из семейства сложноцветных, отличного кормового растения *Rantherium epapposum*. В Центральной пустыне доминирует типичный сахаро-синдский вид, низкий кустарник из сем. *Chenopodiaceae* — *Hammada salicornica*. В Западной пустыне и в пустыне Джазира, где зимние температуры еще ниже, чем в предыдущих двух регионах, широкое распространение получают уже северо-сахаро-синдские и ирано-туранские виды: *Artemisia herba-alba, Poa bulbosa, Carex pachystylis*.

Разделение территории Ирака на растительные зоны и подзоны показано в таблице и на рис. 1.

Что касается ботанико-географического районирования, то этот вопрос хорошо разработан для территории Ирака. Однако по некоторым деталям районирования имеются разногласия, например в вопросе проведения границы между Ирано-Туранской и Сахаро-Синдской подобластями и в вопросе разделения пустынь Ирака на районы. Так, Guest (Guest, Al-Rawi, 1966) границу между Ирано-Туранской и Сахаро-Синдской подобластями («регионами») на западе проводит по линии, проходящей несколько южнее г. Рутбы, тогда как Е. М. Лавренко (1962) в пределах Ирака проводит ее даже несколько севернее р. Евфрат. Если принять точку зрения Лавренко о том, что, хотя секция *Seriphidium* рода *Artemisia* в целом и является Ирано-Туранским элементом, вид



Рис. 1. Растительные зоны Ирака.

1 — высокогорная, *2* — горная (горнолесная), *3* — предгорная, *4* — пустынная (подзоны: *4а* — эфемеровых пустынь, *4б* — умеренных или обыкновенных пустынь, *4в* — настоящих пустынь). *I* — границы зон, *II* — границы подзон.

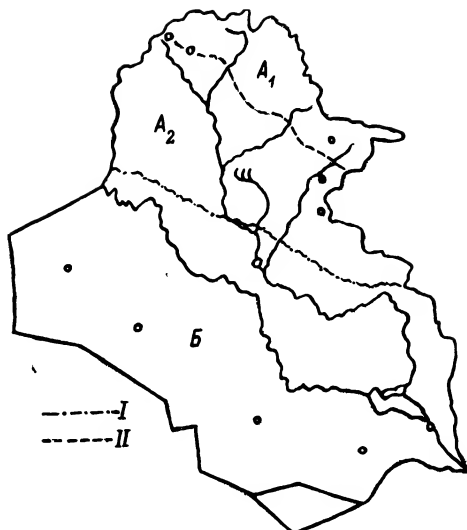


Рис. 2. Ботанико-географическое районирование Ирака.

А — Ирано-Туранская подобласть: A_1 — Ирано-Анатолийская провинция. A_2 — Месопотамская провинция. *Б* — Сахаро-Синдская подобласть: Средне-Сахаро-Синдская провинция. *I* — границы подобластей, *II* — границы провинций.

Artemisia herba-alba, преобладающий в Западной пустыне Ирака, является элементом Сахаро-Синдским, то действительно всю Западную пустыню, т. е. территорию к югу от Евфрата, следует относить не к Ирано-Туранской, а к Сахаро-Синдской подобласти (рис. 2).

ГЕОБОТАНИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ

Пустынную территорию Ирака, расположенную к югу от Евфрата, обычно делят на Западную и Южную пустыни (называют их в Ираке также Северной и Южной, Северо-Западной и Юго-Восточной пустынями). Границу между ними проводят либо по Вади Аль Хирр (Wadi Al Khirr), либо значительно западнее или же несколько восточнее. Дело в том, что центральная часть этой обширной пустыни, имея определенные черты сходства и с Западной, и с Южной пустынями, в то же время отличается от них и по набору фитоценозов, и главным образом по соотношению их площадей. Именно это положение побуждает различных авторов проводить границу в разных местах. Мы полагаем, что вопрос был бы исчерпан, если принять деление данной территории на Южную, Центральную и Западную пустыни в объеме геоботанических округов.

Для Южной пустыни характерно преобладание рантериевой (*Rantherium epapposum*), гаммадовой (*Hammada salicornica*) и аристидовой (*Aristida plumosa*) местами с *Haloxylon persicum* формаций. Центральная пустыня характеризуется наличием обширных каменистых пространств с очень редкими растениями *Astragalus spinosus*, а также разреженными гаммадовыми (*Hammada salicornica*) сообществами. Для Западной пустыни характерны полынная (*Artemisia herba-alba*), ноэевая (*Noaea mucronata*) и тысячелистниковая (*Achillea conferta*) формации.

Таким образом, пустынная зона делится на несколько естественно-исторических регионов. Каждому из этих регионов свойствен свой набор и соотношение площадей типов пастбищ, отличающихся качеством, продуктивностью и сезо-

Растительные зоны и подзоны (пояса) Ирака

Зона	Подзона	Примечание
Пустынная	Настоящих пустынь (Eudeserta)	Территории, лишенные или почти лишенные растительности (с очень редкими экземплярами *Hammada salicornica, Astragalus spinosus* и др.)
	Умеренных пустынь (Deserta)	Формации пластовых, эоловых и аллювиальных равнин
	Эфемеровых пустынь (Ephemerodeserta)	Эфемерета (Poeta bulbosa, Cariceta pachystylis) в сочетании с пустынными формациями или с участием пустынных видов (*Artemisia herba-alba, Astragalus spinosus, Peganum harmala, Hammada articulata*)
Предгорная или горных субтропических степей	Нижних предгорий с эфемерово-разнотравной растительностью	Эфемерета, мезоксерофильные травы, ксерофильные кустарники
	Верхних предгорий с пырейно-разнотравной растительностью	Пырейные (Agropyreta), луковично-ячменные (Hordeeta bulbosae), ксеромезофильные травы, кустарники
Горная лесная	Широколиственных (листопадных) лесов — нижняя подзона	Дубовые леса и редколесья из *Quercus aegilops* и *Q. infectoria*
	Широколиственных (листопадных) лесов — верхняя подзона	Дубовые леса и редколесья из *Quercus infectoria* и *Q. libani*
Высокогорная	Субальпийская	Трагакантники (колючеподушечники)
	Альпийская	Высокогорные (альпийские) луга, обнажения горных пород

нами использования кормовых ресурсов. Это следующие регионы[2] (рис. 3): Западная пустыня, Центральная пустыня, Южная пустыня, Верхняя Месопотамия (Джазира и левобережье Тигра), Нижняя Месопотамия (Вавилония), Предгорная зона, Горная (горнолесная) зона, Высокогорная зона.

Западная пустыня является приподнятой частью Аравийской платформы и характеризуется сравнительно выраженным рельефом с наличием каменистых возвышенностей, большой сети вади и приподнятых равнин.

Растительность характеризуется широким распространением формаций: полынной (*Artemisia herba-alba*), анвиллеевой (*Anvillea garcini*) и ноэевой (*Noaea mucronata*).

Центральная пустыня — преимущественно равнинная территория, характеризуется преобладанием в растительном покрове солеросо-гаммадовой формации. Чаще других

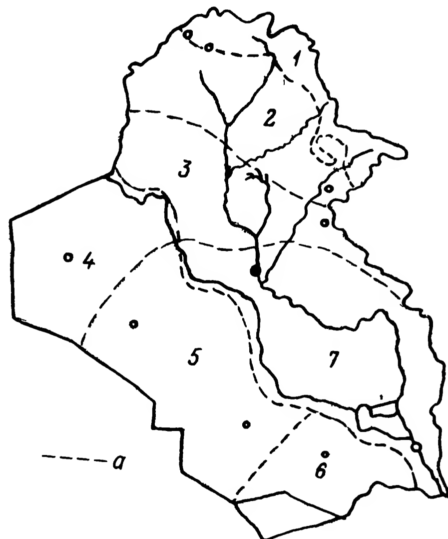


Рис. 3. Геоботаническое районирование Ирака.

Округа: *1* — горный (горных широколиственных лесов, высокогорных колючеподушечников и альпийских лугов), *2* — предгорный (горных субтропических степей и горной полупустыни), *3* — эфемеровых пустынь, *4* — полынных и ноэевых пустынь (Западная пустыня), *5* — гаммадовых пустынь (Центральная пустыня), *6* — рантериевых и гаммадовых пустынь (Южная пустыня), *7* — нижнемесопотамский округ галофильной растительности (в основном освоенный под поливное земледелие). *a* — границы округов.

[2] Их границы проведены на основе составленной геоботанической карты М 1 : 1 000 000.

встречаются полынно-солеросо-гаммадовая и монодоминантная гаммадовая (*Hammada salicornica*) ассоциации. Значительную площадь занимают также каменистые пустыни и ассоциации астрагала колючего (*Astragalus spinosus*)

Южная пустыня Эль-Араб (по линии несколько западнее Насирия — Эль-Бусайя). Она характеризуется широким распространением песчаных почв. Здесь так же, как и в Центральной пустыне, преобладающей формацией является Hammadeta salicornicae, но с наличием эфемерового покрова. Характерно, что здесь распространена рантериевая формация (*Rhanterium epapposum*), а на песках — формация песчаного саксаула (*Haloxylon persicum*).

Верхняя Месопотамия расположена в междуречье рек Тигр и Евфрат (Джазира) и на левобережье р. Тигр. Самая северная возвышенная часть Джазиры и левобережья р. Тигр в основном распаханы и используются под богарное и отчасти поливное земледелие. Естественная растительность сохранилась только на отдельных равнинных участках и возвышенностях и представляет собой эфемеровые и эфемерово-разнотравные (Ephemerae+Herba variae) фитоценозы. Однако эта часть территории относится к зоне субтропических степей, а не пустынь.

В полупустынной части Верхней Месопотамии преобладают осоково-мятликовые (Poëta—Cariceta) сообщества с большим числом произрастающих здесь эфемеров и эфемероидов (*Anemone coronaria, Ranunculus asiaticus, Senecio glauca, Anemone* sp., *Astragalus* sp. sp., *Gagea* sp. sp., *Erophyla verna, Taraxacum* sp. sp.). Из крупнотравья часто встречаются *Peganum harmala, Achillea conferta, A. fragrantissima, Alhagi maurorum*, из полукустарников и полукустарничков — *Artemisia herba-alba, Prosopis fercta, Astragalus spinosus*. Большие площади занимают также ковыльные сообщества (Stipeta capensis).

В южной части этого региона распространены формации пустынных типов растительности. Здесь характерны полынная (*Artemisia herba-alba*), тысячелистниковая (*Achillea fragrantissima*), гаммадовая (*Hammada salicornica*), парнолистниковая (*Zygophyllum coccineum*) формации. Парнолистниковые (*Zygophyllum coccineum*), прозописовые (*Prosopis farcta*), а также встречающаяся здесь краснополынная (*Artemisia scoparia*) формации образуют малопродуктивные пастбища низкого качества, пригодные лишь для верблюдов.

Нижняя Месопотамия является основным районом орошаемого земледелия. Естественная растительность представлена болотными, луговыми и галофильными типами, а также прозописовой (*Prosopis farcta*), янтачной (*Alhagi maurorum*) формациями на залежах. Нижняя Месопотамия используется под пастбища в поздневесенний, летний и ранневесенний периоды.

Предгорная зона состоит из формаций ксерофильных трав и эфемеровых злаков в нижней подзоне (поясе) и мезоксерофильных растений — в верхней. Наиболее широко распространенные формации низких предгорий: ячменная (*Hordeum spontaneum*), костровая (*Bromus danthoniae*), эгилопсовая (*Aegilops* sp. sp.), фломисовая (*Phlomis bruguieri, Ph. kurdica*), тысячелистниковая (*Achillea conferta*), васильковая (*Centaurea behen*) и др.

В верхней подзоне (поясе) растительность состоит главным образом из пырейной (*Agropyron repens, A. trichophorum*) и ячменной (*Hordeum bulbosum*) формаций, сочетающихся с костровыми (*Bromus danthoniae, B. tectorum*), эгилопсовыми (*Aegilops speltoides*) и другими, а также дубовыми редколесьями. Имеются пахотные земли.

Горная зона — главным образом дубовые (*Quercus* sp. sp.) леса и редколесья. Свойственные этим лесам виды немногочисленны. В травяном ярусе доминируют: из злаков — *Hordeum spontaneum, H. bulbosum, Agropyron repens, A. trichophorum, Bromus* sp. sp., *Aegilops* sp. sp., *Avena clauda* и другие; из разнотравья — *Anemone coronaria, Ranunculus orientalis, Orchis anatolica, Geranium tuberosum, Centaurea virgata, Gentiana olivieri, Phlomis curdica, Prangos pabularia, Ferulago stellata* и виды родов *Medicago, Trigonella, Trifolium, Onobrychis* и др.

В зависимости от травяного яруса горные леса подразделяются:

1) леса и редколесья с эфемеровыми злаками и разнотравьем (*Hordeum spontaneum*, *Bromus* sp. sp., *Aegilops* sp. sp. и др.);

2) леса и редколесья крупнозлаковые и крупнотравные (*Hordeum bulbosum*, *Agropyron repens*, *A. trichophorum*, *Prangos pabularia*, *Ferulago stellata*).

Высокогорная зона характеризуется сильной изрезанностью рельефа, наличием отвесных скал, каменистых и щебнистых склонов. Здесь преобладают горные неразвитые почвы. В этой зоне различают два пояса: колючеподушечников и альпийской растительности.

Колючеподушечники состоят в основном из трагакантовых астрагалов (*Astragalus turrillii*, *A. corduchorum*, *A. amadiensis*, *A. rayatensis*, *A. noemia* и др.) и акантолимонов (*Acantholimon* sp.). В этих трагакантниках, а также в сочетании с ними произрастают многие травянистые растения, такие как *Helichrysum* sp. sp., *Achillea vermicularis*, *Stachys lavandulifolia*, *Prangos ferulacea*, *P. uloptera*, *Cirsium congestum* и др. Широко распространены кузинии (*Cousinia* sp. sp.).

Альпийская растительность состоит из разреженных мезофильных высокогорных видов на скелетных почвах и высокогорных лугов на мелкоземах. В покрове преобладают *Alchemilla alpina*, *Gentiana asclepias*, *Veronica aphylla*, *Myosotis alpestris*, *Arabis caucasica* и др.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. М.; Ташкент: Саогиз, 1934. 479 с. — *Коровин Е. П.* Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1961. 368 с. — *Лавренко Е. М.* Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 169 с. — *Попов М. Г.* Основные черты истории флоры Средней Азии // Бюл. САГУ. Ташкент. 1927. № 15. С. 239—292. — *Прозоровский А. В.* Полупустыни и пустыни СССР // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 2. С. 267—480. — *Родин Л. Е.* Классификация растительности пустынь Средней Азии // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 1. С. 3—12. — *Al-Ani T. A., Al-Mufti, Ouda N. A.* et al. Range Resources of Iraq. I. Range Cover Types of the Western and Southern Desert. Tech. R. C. P. N 16 // Inst. Appl. Res. Nat. Resources. Iraq. Baghdad, 1970. 8 p. — *Al-Khateeb M.* Desert Range of Iraq. Ministry of Agriculture and Agrarian Reform. Baghdad, 1973. 340 p. — *Al-Khateeb M.* Desert Range of Iraq. Ministry of Agriculture and Agrarion Reform. Baghdad, 1978. 468 p. — *Al-Rawi A.* Willd plants of Iraq. Ministry of Agricultural Research and Projects. Technical Bulletin N 14. Baghdad, 1968. — *Chapman G. W.* Forest and Forestry in Iraq. Ministry of Agriculture. Baghdad, 1957. — *Guest E. R., Al-Rawi A.* Flora of Iraq. Baghdad: Ministry of Agriculture, 1966. Vol. 1. 213 p. — *Long G. A.* «Ecology Grasind problems — I» Preliminary Report to the Government of Iraq. Baghdad, 1956. — *Serkahia S. L.* Rangè Management. Baghdad: Ministry of Agriculture and Agrarian Reform, 1971. — *Thalen D. C. P.* Range Resources of Iraq. Appraisal of *Rhantherium epapposum* (oliv) vegetations. Tech. Rep. N 54 // Inst. Appl. Resources. Baghdad, 1974a. — *Thalen D. C. P.* Range Resources of Iraq. Preliminary account of *Haloxylon salicornicum* (Moq) Bge as a forage producer // Tech. Nat. Resources. Baghdad. 1974b. — *Zohary M.* The Flora of Iraq and its phytogeographical subdivision. Ministry of Ecin Iraq. Bull. N 31. Baghdad, 1946.

Ботанический сад АН УзССР,
Ташкент.

Получено 21 XII 1988.

SUMMARY

About 80 plant communities are distinguished in the vegetation cover of Iraq. The desert zone of the country is divided into three subzones, ephemeral deserts and so-called «ordinary» deserts, and true deserts. There are following belts in mountain regions: alpine subtropical steppes, mountain broad-leaved (oak) forests, subtropical thorn-cushion plant formations and alpine meadows. From the botanical-geographical point of view, the northern part of Iraq (the region to the North from the Euphrates river in the west and the Mandeli town in the east) belongs to the Irano-Turan subregion, while the region to the South belongs to the Sahara-Sind subregion. Seven geobotanical districts are distinguished in the country. They differ in composition and in areas of the main vegetation formations.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.265 : 576.312
©

Т. В. Седова

ОСОБЕННОСТИ МИТОЗА У *MICROSPORA STAGNORUM* (*CHLOROPHYTA*)

T. V. S E D O V A. PATTERN OF MITOSIS IN *MICROSPORA STAGNORUM (CHLOROPHYTA)*

Своеобразие митоза *M. stagnorum* — сравнительно раннее разъединение хроматид, отсутствие четко выраженного веретена, появление в метафазе мелких, точкообразных хромосом (n=10—12), а в телофазе — расположенных друг подле друга сестринских ядер.

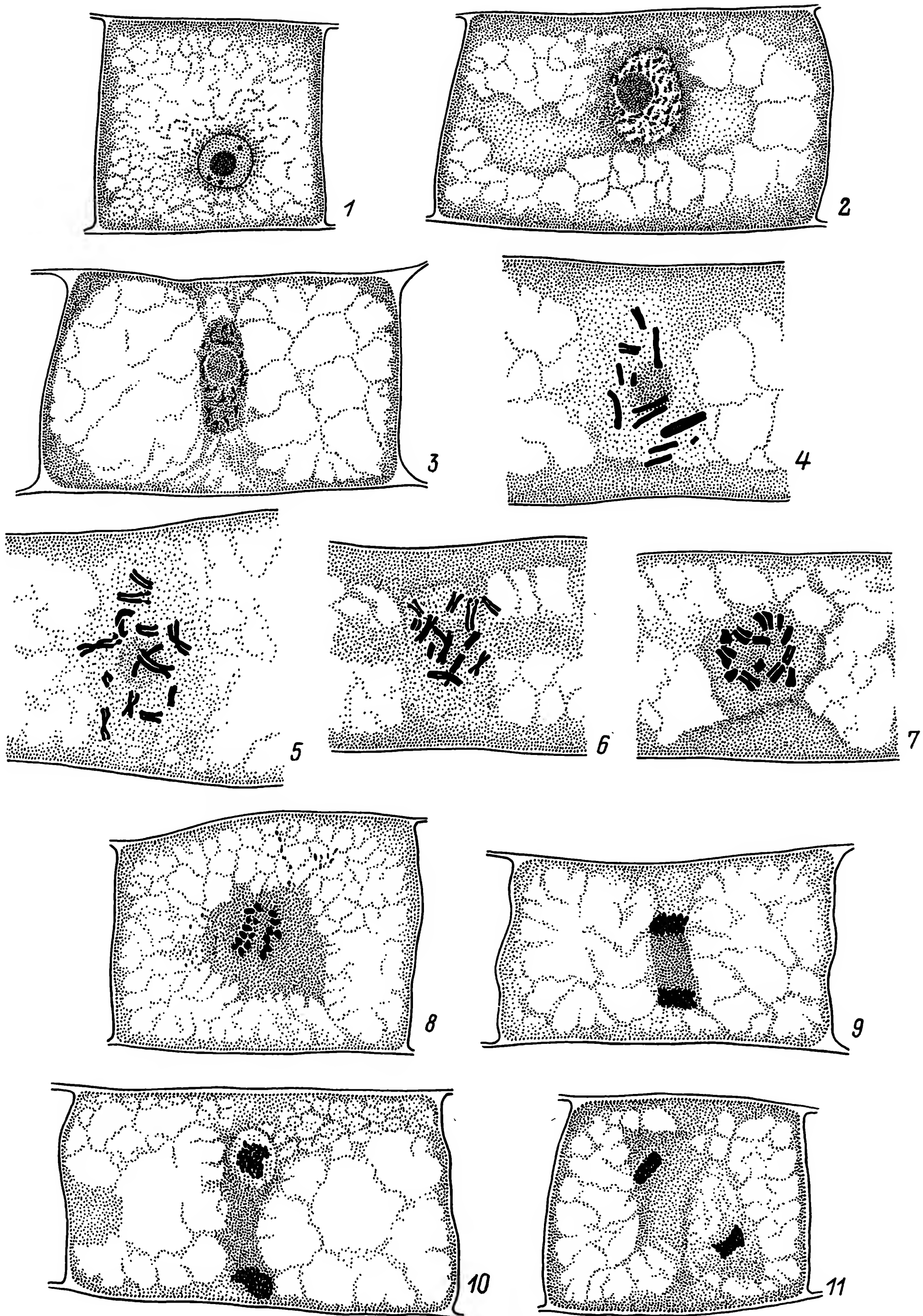
О митозе *Microspora stagnorum* (Kütz.) Lagerh. — нитчатой зеленой водоросли — в литературе имеются лишь отрывочные сведения (Neuenstein, 1914; Cholnoky, 1932; Kostrun, 1944; Sarma, 1960). Его электронно-микроскопическое изучение (Pickett-Heaps, 1973), хотя и вносит существенные дополнения в детали, но не воссоздает картины в целом. Такая возможность нам представилась при изучении образца № 36, собранного в мае 1963 г. в водоеме Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, в котором имелось большое количество нитей с клетками, находящимися на разных стадиях деления. Материал фиксировали на месте сбора хром-уксусной смесью (100 : 1) в течение ночи, окрашивали гематоксилином Гарриса, а затем обезвоживали по общепринятой методике и заливали в канадский бальзам. Изучение митоза проводили в световом микроскопе с помощью апохроматического объектива масляной иммерсии, ×90 (ап. 1.3) с зеленым фильтром. Зарисовку производили с помощью рисовального аппарата Аббе системы РА-I.

Ядра диаметром в среднем 4.0 мкм располагаются либо в центре клетки, либо несколько смещены на периферию, преимущественно округлые, с четкими контурами, гомогенной нуклеоплазмой, иногда с 2—3 крупными хроматиновыми глыбками и интенсивно окрашивающимся круглым ядрышком (см. рисунок, *1*), что соответствует простому хромоцентрическому типу ядра (Седова, 1989).

При переходе к делению ядро значительно увеличивается в размерах, изменяет форму, теряет четкие контуры и постепенно заполняется хроматином в виде тонких нитей, которые по мере конденсации укорачиваются и становятся похожими на короткие палочки. Ядрышко хотя еще и остается четким, но окрашивается слабее, чем в интерфазе, а ядерная оболочка почти полностью распадается (см. рисунок, *2*, *3*).

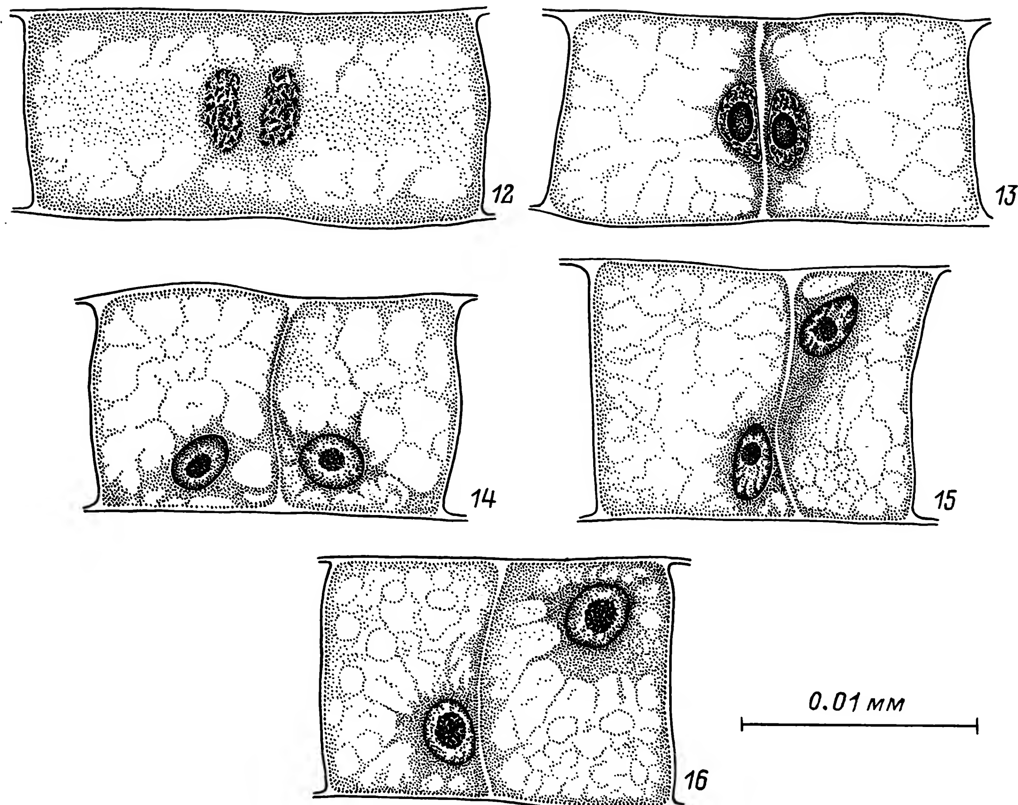
Дальнейшая конденсация хроматина приводит к появлению, как и у *Ulothrix zonata* (Sarma, 1963a), четко дифференцированных хромосом (см. рисунок, *4*—*6*), в которых хорошо различаются хроматиды. В некоторых случаях можно видеть, что последние начинают расходиться с концов и значительно чаще наблюдаются лежащими параллельно друг другу, но центромеров выявить не удалось.

Одновременно с дифференциацией хромосом происходит почти полное исчезновение ядрышка и образование на месте ядра зоны, более плотной по сравнению с окружающей цитоплазмой. В дальнейшем хромосомы укорачиваются, теряют свою индивидуальность и сближаются (см. рисунок, *7*).



Стадии митоза у *Microspora stagnorum*, обр. № 36.
Объяснения в тексте.

В метафазе хромосомы (n=10—12) достигают максимальной спирализации, становятся точкообразными, лежащими в виде компактной пластинки, при этом хроматиды становятся неразличимыми. Столь своеобразное поведение хромосом следует учитывать при подсчете их числа и выборе фазы митоза для этой цели.



Продолжение рисунка.

В литературе указываются хромосомные числа для 5 идентифицированных и 1 неидентифицированного вида микроспоры, причем для одного и того же вида указываются довольно разноречивые результаты подсчета (см. таблицу). Возможно, причина кроется в обнаруженном нами раннем разъединении сестринских хроматид — явлении, по всей видимости, ускользнувшем от внимания большинства исследователей, а подобное исключить нельзя, особенно если митоз не изучался в деталях.

Точкообразными сохраняются хромосомы и в анафазе, по крайней мере на ранних ее этапах (см. рисунок, *8*). Ни в метафазе, ни на одной из последующих стадий митоза веретено обнаружить не удалось (возможно, это — артефакт

Хромосомные числа представителей рода *Microspora*

Название вида	Число хромосом, n	Источник
M. aequabilis	24	Sarma, 1963b
M. amoena	8—12	Neuenstein, 1914
M. amoena «A»	32	Sarma, 1960
M. amoena «B»	20	» »
M. loefgrenii	14—16	Kostrun, 1944
M. stagnorum	18	Sarma, 1963b
	9	Satô, 1959
	8—10	Cholnoky, 1932
	16	Sarma, 1958 (in: Godward, 1966)
Microspora sp.	18	Sarma, 1957

фиксации), хотя между расходящимися хромосомами лежит довольно плотная область, что особенно хорошо видно к концу анафазы, но без характерных для веретена деталей организации (см. рисунок, *9*). К этому времени начинается деспирализация хромосом, в результате которой они теряют свою обособленность и образуют сплошную, постепенно уплотняющуюся хроматиновую массу.

Телофаза сопровождается реконструкцией овальных или бобовидных ядер (см. рисунок, *10—12*). Первоначально они оказываются крупнее исходного ядра и лишены явно различимых оболочки и ядрышка. Ядра по завершении миграции располагаются друг против друга на сравнительно близком расстоянии в центре клетки. Одновременно появляются отчетливое ядрышко и ядерная оболочка, хотя процесс деспирализации хромосом полностью еще не завершается (см. рисунок, *13*). Сестринские ядра постепенно округляются (см. рисунок, *14*). Обычно в этот период осуществляется цитокинез и происходит перемещение ядер (см. рисунок, *14—16*).

Из имеющихся в литературе немногочисленных и разрозненных результатов митоза у микроспоры следует, что ядрышко иногда сохраняется довольно продолжительное время, например у *M. stagnorum* (Cholnoky, 1932) его следы полностью исчезают только при переходе к метафазе. Это подтверждается и нашими наблюдениями. Относительно поведения ядерной оболочки имеются противоречивые данные. Так, у *M. stagnorum* (Cholnoky, 1932) и *M. amoena* (Neuenstein, 1914) она сохраняется вплоть до метафазы, в то время как у *M. loefgrenii* (Kostrun, 1944) — даже до конца анафазы, a Sarma (1960) при изучении этих же 3 видов отмечает ее отсутствие уже в средней профазе, что согласуется с нашими наблюдениями.

У водорослей с однорядным нитчатым талломом длинная ось веретена лежит, как правило, параллельно длинной оси нити, но иногда может располагаться наклонно или даже перпендикулярно по отношению к ней.

Электронно-микроскопическое изучение *Microspora* sp. (Pickett-Heaps, 1973) показало, что около ядра располагаются центриоли, в профазе появляется большое количество микротрубочек, особенно вокруг центриолей. Ядерная оболочка становится волнистой, и местами наружная и внутренняя мембраны отходят друг от друга, а в дальнейшем начинает фрагментироваться. Очевидно, именно этим обстоятельством объясняется утрата ядром четких контуров в данный период, наблюдающаяся в нашем материале. В таком фрагментированном состоянии оболочка сохраняется в метафазе и анафазе, а в телофазе полностью восстанавливает свою целостность вокруг сестринских ядер. В ранней метафазе микротрубочки ориентируются по направлению к центриолям и в дальнейшем формируют веретено. Отсутствие четкого веретена в просмотренном нами материале, очевидно, обусловлено дефектами фиксации или последующей обработки материала, а может быть, и структурными особенностями веретена. В анафазе веретено сильно вытягивается и изгибается, поэтому полностью на срезы не попадает, а в телофазе исчезает даже его межзональная область. Центриоли направляются в плоскость цитокинеза, вплотную примыкая к вновь образующейся клеточной перегородке, и, в конце концов, оказываются лежащими прямо друг против друга между сестринскими ядрами.

Процесс диспергирования ядрышка заканчивается действительно очень поздно, и часто его остатки в виде слегка агрегированного зернистого вещества сохраняются даже в метафазе. Реконструкция ядрышек начинается одновременно с деспирализацией хромосом, а иногда и несколько раньше, но, во всяком случае, до наступления телофазы. Хромосомы несут отчетливые кинетохоры.

Несколько иные электронно-микроскопические результаты получены при изучении тоже неидентифицированного вида *Microspora* K. D. Steward с соавторами (1973). В частности, не обнаружено даже следов плеч и морфологически дифференцированных кинетохоров или хотя бы микротрубочек, подходя-

щих к хромосомам. Такое расхождение результатов свидетельствует о необходимости более тщательного изучения метафазы.

В общих чертах митоз у *Microspora* следует отнести в соответствии с предложенной нами классификацией (Седова, 1990) к разновидности закрытого центрического типа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Седова Т. В. Классификация ядер водорослей и их основные структурные типы у *Chlorococcum (Chlorophyta)* // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 11. С. 1594—1597. — *Седова Т. В.* Типы митоза и закономерности их распределения в различных классах зеленых водорослей (*Chlorophyta)* // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 4. С. 470—479. — *Cholnoky B.* Beiträge zur Kenntnis der Karyologie von *Microspora stagnorum* // Z. Zellforsch. Mikroskop. Anat. 1932. Bd 16. S. 707—722. — *Godward M. B. E.* I. *Chlorophyceae* // The chromosomes of the algae. London, 1966. P. 1—51. — *Kostrun G.* Entwicklung der Keimlinge und Polaritätsverhalten bei Chlorophyceen // Wiener Bot. Zeitsch. 1944. Bd 93, N 3/4. S. 172—221. — *Neuenstein H.* Über den Bau der Zellkernes bei den Algen und seine Bedeutung für ihre Systematik // Arch. Zellforsch. 1914. Bd 13, N 1. S. 1—91. — *Pickett-Heaps J. D.* Cell division and wall structure in *Microspora* // New Phytol. 1973. Vol. 72, N 2. P. 347—355. — *Sarma Y. S. R. K.* Chromosome numbers in some members of the *Ulotrichales* // Nature. 1957. Vol. 180, N 4575. P. 46—47. — *Sarma Y. S. R. K.* Some recent advances in the nuclear cytology of *Chlorophyceae* // Proc. Symp. Algol. New Delhi. 1960. P. 46—64. — *Sarma Y. S. R. K.* Contributions to the karyology of the *Ulotrichales.* I. *Ulothrix* // Phycologia. 1963a. Vol. 2, N 4. P. 173—183. — *Sarma Y. S. R. K.* Contributions to the karyology of the *Ulotrichales.* III. *Microspora* Thuret // Nucleus. 1963b. Vol. 6, N 3. P. 49—62. — *Satô D.* The protokaryotype and phylogeny in plants // Sci. Papers College Gen. Education Univ. Tokyo. 1959. Vol. 9, N 2. P. 303—327. — *Stewart K. D., Mattox K. R., Floyd G. L.* Mitosis, cytokinesis, the distribution of plasmodesmata and other cytological characteristics in the *Ulotrichales, Ulvales* and *Chaetophorales*: phylogenetic and taxonomic considerations // J. Phycol. 1973. Vol. 9, N 2. P. 128—141.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 X 1989.

УДК 582.33(571.121)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 8

А. Д. Потемкин

LOPHOZIA ALBOVIRIDIS И *L. DECOLORANS* (*HEPATICAE*) НА ЯМАЛЕ

A. D. POTEMKIN. *LOPHOZIA ALBOVIRIDIS* AND *L. DECOLORANS (HEPATICAE)* ON THE YAMAL PENINSULA

Впервые для Ямала указываются *Lophozia alboviridis* и *L. decolorans.* Приводятся черты, отличающие эти виды друг от друга, от *L. bicrenata* и видов подрода *Lophozia.* Дается характеристика изменчивости обоих видов, отмечаются особенности ямальских растений. Для *L. alboviridis* впервые приводится описание антеридиальных побегов, подробно описываются и другие репродуктивные образования. Находка *L. decolorans* — первая для равнинных районов Арктики и третья для СССР. Приводится подробная характеристика основных систематических признаков вида. Главная особенность ямальских растений *L. decolorans* — пареция.

Олиготипный подрод *Isopaches* (Buch) Schust. рода *Lophozia* (Dum.) Dum. представлен на Ямале двумя редкими видами — *L. alboviridis* и *L. decolorans*, являющимися, по-видимому, первый — арктическим, а второй — арктоальпийским производными широко распространенного бореального вида *L. bicrenata* (Hoffm.) Dum., который, возможно, будет найден в южных частях полуострова.

L. alboviridis Schust.
Рис. 1.

Недавно описанный вид (Schuster, 1969), известный только из Гренландии (Schuster, 1969; Schuster, Damsholt, 1974) и с Чукотского п-ова (Шляков, 1979; Абрамова и др., 1985). Данное указание, по имеющимся сведениям, первое для Западной Сибири и третье для Евразии.

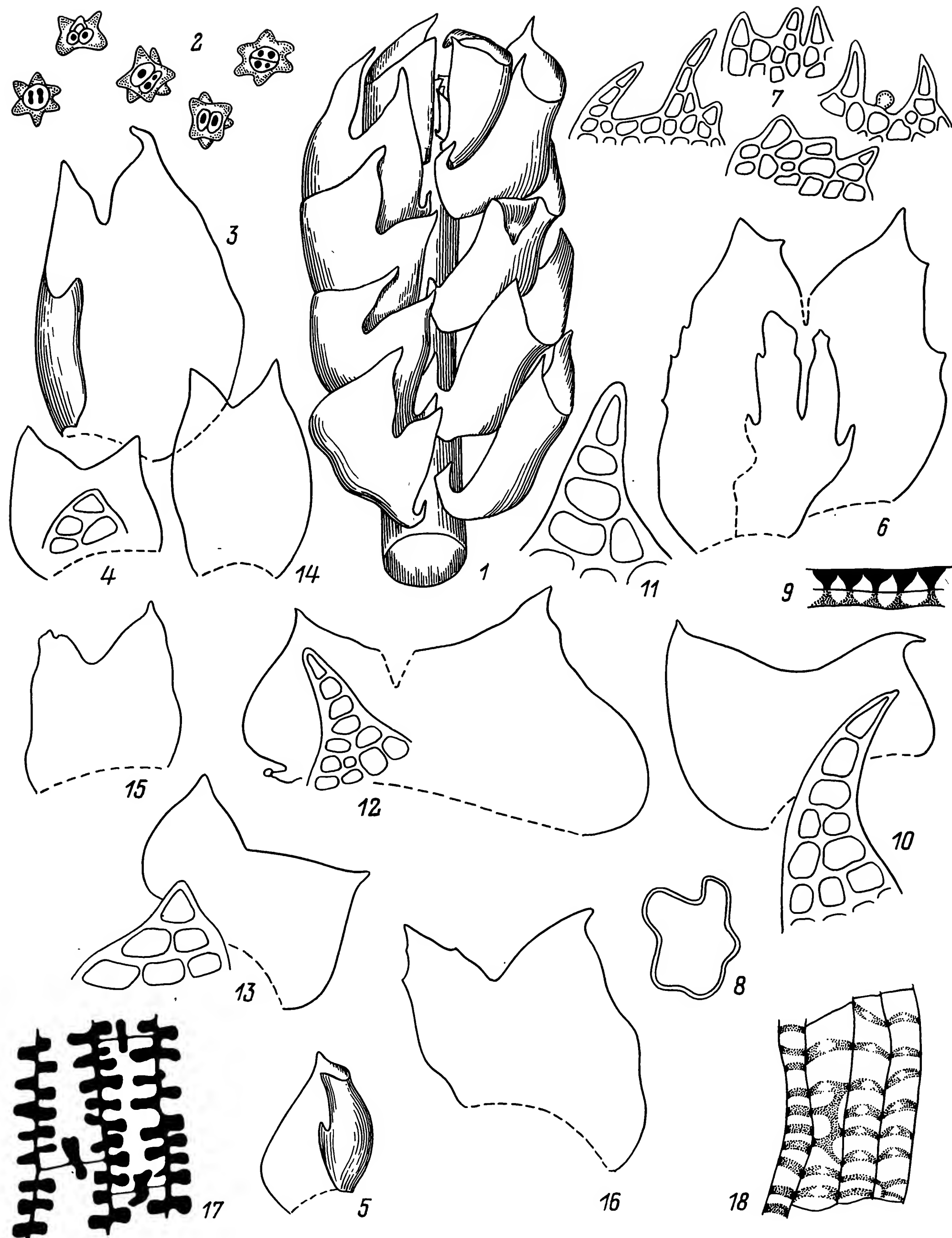


Рис. 1. *Lophozia alboviridis.*

1 — ♂ растение; *2* — выводковые почки; *3—5* — ♂ покровные листья (*4* — лист с увеличенной верхушкой дорсальной лопасти); *6* — ♀ покровный лист и брактеоль; *7* — участки устья периантия; *8* — поперечный срез периантия в средней части; *9* — поперечный срез стенки коробочки; *10* — лист и увеличенная верхушка его дорсальной лопасти; *11* — верхушка вентральной лопасти того же листа; *12, 13* — листья и верхушки их дорсальных лопастей; *14—16* — листья (в том числе *15, 16* — видоизмененные от почкования); *17* — наружный слой стенки коробочки; *18* — внутренний слой стенки коробочки.

Вид неоднократно встречен в южных и северных гипоарктических и арктических тундрах Ямала. Собран в различных типах тундр, особенно часто в лишайниковых, на незадерненных участках обычно с песчаным и супесчаным

грунтом, где растет отдельными стеблями и пучками среди других печеночников и лишайников. Сопутствующие виды: *Gymnomitrion corallioides, Cephalozia bicuspidata, Scapania scandica, Anthelia juratzkana, Lophozia savicziae, L. excisa, Cephaloziella arctica, Pleurocladula albescens, Scapania zemljae, Prasanthus suecicus, Cephalozia pleniceps*. Вид не проявляет себя на Ямале как типичный кальцефил. Более мелкие размеры ямальских растений косвенно свидетельствуют о неблагоприятности эдафических факторов для их произрастания. Обычно встречается с выводковыми почками, которые развиваются в небольших оранжево-желтых кучках на верхушках побегов. Изредка встречаются ♂ побеги и растения с периантиями, однажды отмечены растения со спороношением.

Вид встречается обычно в небольших количествах, нередко среди других видов *Lophozia* и из-за этого, а также из-за мелких размеров (в среднем для ямальских растений — 1—2(4) мм дл. и 0.4—0.5 (0.7) мм шир.) и малочисленности легко может быть пропущен. Достаточно полиморфный таксон, варьирующий от mod. *parvifolia (angustifolia)-sublaxifolia-viridis* до mod. *parvifolia-densifolia-colorata* и mod. *latifolia-densifolia-colorata*. От видов подрода *Lophozia* стерильные растения отличаются тонким стеблем без четкой дорсивентральной дифференциации, непрозрачными листьями с обычно утолщенными, по меньшей мере в лопастях, клеточными стенками (формы с неутолщенными в лопастях клеточными стенками редки) и очень характерными многоугольно-звездчатыми выводковыми почками с сильно утолщенными и сильно выступающими углами. От *L. bicrenata* вид отличается преимущественной двудомностью; заостренными лопастями листьев (однорядное заострение в 1—4 клетки длиной), из которых брюшная часто шире спинной (особенно у крупных широколистных форм); более мелкозубчатым устьем периантия (зубцы до 2 (3) клеток длиной); краевыми клетками листьев, которые мельче срединных и составляют только 15—20 мкм в длину.

При изучении ямальских образцов были обнаружены антеридиальные побеги (ранее не известные для вида) и растения с периантиями и спороношением. Антеридиальные побеги относительно мелкие, около 1 мм дл. и 0.3—0.6 мм шир., от интенсивно фиолетово-пурпурных до желтовато-коричневатых лишь со следами пурпурной пигментации у брюшных оснований листьев. Иногда ♂ покровные листья интенсивно пурпурно окрашены в дистальных частях, а при основании не окрашены. Андроцеи густоколосовидные, образованы 5—7 парами покровных листьев, которые часто (но не всегда) с зубцом при основании спинного края. Антеридии по 1 в пазухах листьев, на довольно короткой (50—70 мкм) однорядной ножке 17—18 мкм в диаметре. Тело антеридия 130—150×100—130 мкм. Клетки наружного слоя тела антеридия 20—25 (28)×17—25 мкм. Характер зубчатости устья периантия и ♀ покровных листьев у растений данного подрода, по-видимому, в значительной степени зависит от почвенных и микроклиматических условий, в которых они произрастают. Устье периантия у растений *L. alboviridis* из наших образцов либо с довольно хорошо развитыми 1—2(3)-клеточными зубцами (как у типа), либо со слабо развитыми зубцами (как у растений из Западной Гренландии (Schuster, Damsholt, 1974)). ♀ покровные листья обычно относительно слабо зубчатые. Коробочка овальная, 540×750 мкм. Ножка коробочки около 210 мкм в диаметре и состоит из 16 периферических рядов клеток, под которыми лежат 8 (а не 9, как отмечают R. Schuster и K. Damsholt (1974)) рядов и в центре — 3—4 ряда клеток. Стенка коробочки 2(местами 3)-слойная. Клетки внутреннего слоя стенки (в середине створки) узкопрямоугольные, 45—70×(11)13—15(20) мкм, с неполными или, в более узких клетках, полными полукольчатыми утолщениями стенок. Клетки наружного слоя стенки коробочки в средней части створки в правильных рядах с неокрашенными, тонкими, плохо различимыми поперечными стенками, около 40—50×11—25 мкм. Узловатые утолщения развиты преимущественно на продольных стенках, поперечные же стенки —

с единичными утолщениями. Споры 10.5—11.5 мкм в диам., отдельные эллиптические — до 13.5 мкм по большему диаметру, коричнево-бурые, тонкопапиллозные. Элатеры (6)6.5—8.3 мкм в диам. и 100—140 мкм. дл.

Некоторые особенности ямальских растений: 1) иногда стерильные растения развивают пурпурную или красную пигментацию брюшных оснований листьев либо дистальных частей листьев (в нижнем течении р. Лаптаяха были встречены растения с красно-пурпурными верхушечными листьями и тонкими клеточными стенками (утолщения клеточных стенок были развиты лишь на отдельных листьях, преимущественно у самых верхушек лопастей) — форма, аналогичная *L. bicrenata* var. *immersa* Schust. et Damsh. (Schuster, Damsholt, 1987)); 2) кутикула при основании листьев варьирует от гладкой до отчетливо штриховато-папиллозной (штрихи (папиллы) более или менее уплощенные, до 3—4 мкм шир.).

L. decolorans (Limpr.) Steph.
Рис. 2.

Вид был ранее известен только из высокогорных районов Европы и Якутии (Müller, 1954; Arnell, 1956; Ладыженская, Жукова, 1971; Шляков, 1980). В СССР отмечался только для Хибин и Якутии. Наши находки показывают, что этот редкий евразиатский вид является не высокогорным, а, как предполагал Шляков (1980), арктоальпийским. Не исключено, что в дальнейшем он будет найден и в других равнинных районах евразиатской Арктики.

На Ямале вид отмечен во всех трех подзонах тундровой зоны, но в отличие от *L. alboviridis* очень редок. Собран на крутых разнотравных песчаных и нивальных склонах, в разнотравно-кустарничковой тундре на крутом перегибе склона коренного берега реки. Растет на слабозадерненной почве отдельными стеблями, пучками и мелкими пятнами вместе с *Barbilophozia hatcheri, Gymnomitrion corallioides, Lophozia excisa, L. alboviridis, Cephaloziella arctica, Scapania praetervisa, Sphenolobus minutus* и некоторыми другими видами. Обычно с выводковыми почками и периантиями.

В отличие от европейских растений, характеризующихся двудомностью (у растений из Томпо, Якутия, половые органы не отмечены), для ямальских растений характерна пареция (среди многочисленных растений с парецией встречен 1♂ побег). При довольно ограниченных знаниях как о виде в целом, так и о ямальской популяции *L. decolorans* в частности, значение такого признака, как разделение полов, не стоит переоценивать. Известны случаи, когда данный признак проявляется регионально. Так, для гренландских и североамериканских растений *L. jurensis* (*L. latifolia*) характерна двудомность (Schuster, 1951, 1969), для растений с Кольского п-ова — как двудомность, так и пареция (Шляков, 1980), а для растений ямальской популяции — преимущественная пареция (однополые побеги очень редки). Отсутствие жестко фиксированного разделения полов можно предполагать и для *L. alboviridis*, так как Schuster и Damsholt (1974) однажды обнаружили у этого вида побег с парецией.

Поскольку в указанных выше работах приводятся относительно малочисленные сведения об изменчивости вида, считаю необходимым остановиться на характеристике ряда признаков более подробно.

Окраска и густота облиственности. Наиболее густо облиственные формы обычно имеют облик *Prasanthus*, коричневато-желтоватую окраску и обесцвеченные в дистальных частях листья. Как исключение, возможно развитие пурпурной пигментации по меньшей мере брюшных оснований листьев. В микропонижениях и в затенении встречаются растения mod. *subdensifolia-viridis*. Обесцвечивание дистальных частей листьев у них не происходит.

Наличие столонов — признак непостоянный. В образце из верховьев р. Тамбей они присутствуют, в образцах же из других районов не обнаружены.

Клеточная сеть. Сведения о размерах клеток из имеющихся литера-

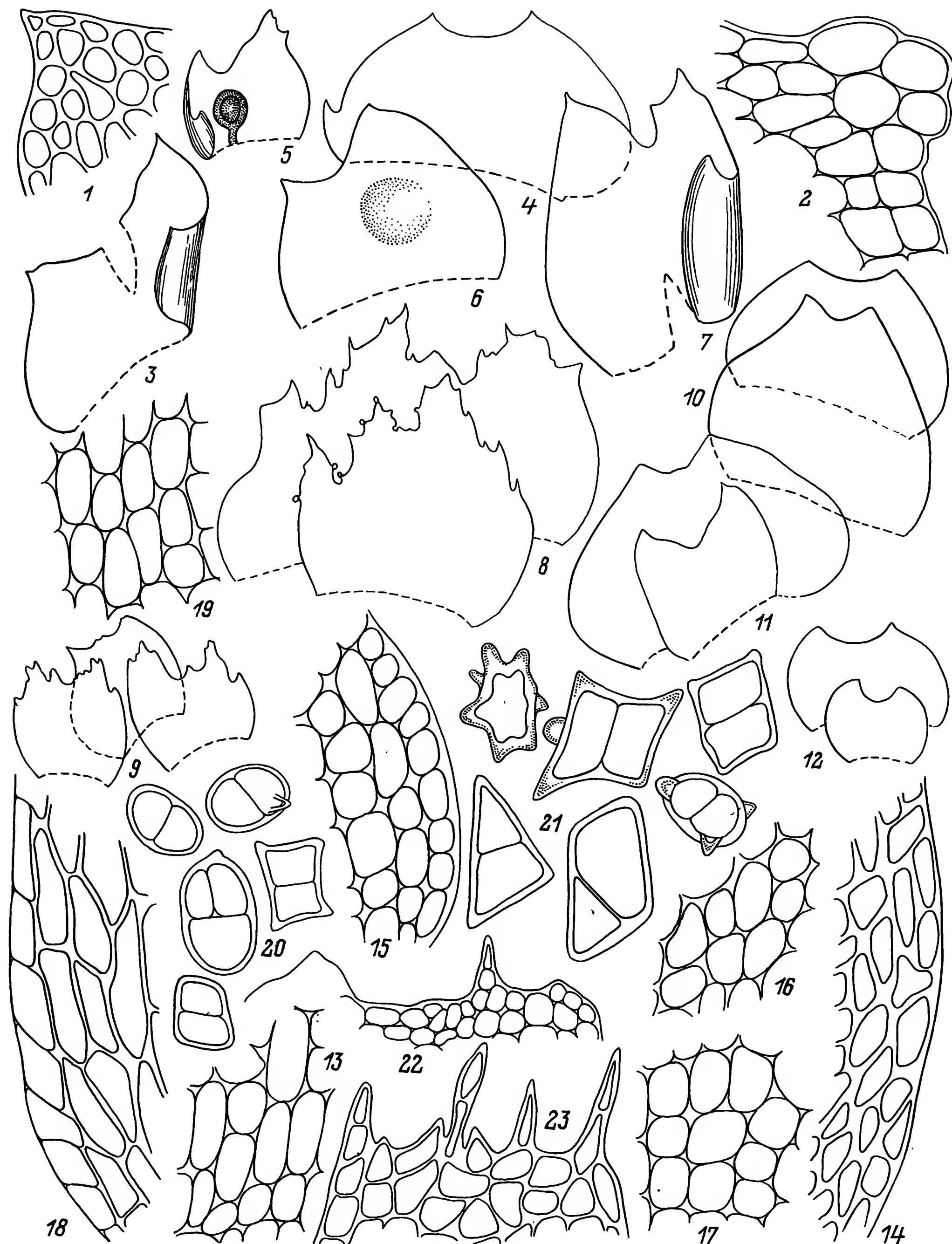


Рис. 2. *Lophozia decolorans.*

1 — верхушка лопасти зрелого листа; *2* — верхушка лопасти почкующегося листа; *3—7* — ♂ покровные листья (в том числе *5* — почкующийся лист с ♂ побега, *3, 7* — листья растений mod. *subdensifolia-viridis*, *4—6* — листья растений mod. *densifolia-colorata*); *8* — ♀ покровные листья; *9* — почкующиеся листья; *10—12* — листья с разных побегов; *13—14* — клетки середины основания и основания брюшного края ♀ покровного листа; *15—17* — клетки основания брюшного края, середины и основания стерильного листа в средней части; *18* — клетки основания брюшного края ♂ покровного листа; *19* — клетки середины почкующегося листа; *20, 21* — выводковые почки (*20* — растений mod. *subdensifolia-viridis*, *21* — растений mod. *densifolia-colorata*); *22, 23* — участки устья периантия (*22* — растений mod. *densifolia-colorata*; *23* — растений mod. *subdensifolia-viridis*).

турных источников характеризуются неполнотой: приводятся только размеры клеток середины листа, которые по Arnell (1956) — 20—25 мкм, по Müller (1954) — 25—30×20—22 мкм, по Шлякову (1980) — 23—30(31)×20—24(26) мкм. У ямальских растений размеры клеток середины листа более изменчивы. У растений из нижнего течения р. Хутыяха они составляют (23)24—31×17—25(28) мкм. У растений же из верховьев р. Тамбей в средней части листа часто преобладают удлиненные, более крупные клетки (до 40—45 мкм дл. и 20—28 мкм шир.), характерные для основания листа. Размеры клеток и степень утолщенности клеточных стенок верхушек лопастей листьев также очень изменчивы — от 20—23(25) мкм в диаметре у непочкующихся листьев (клеточные стенки при этом обычно утолщены) до 42×34 мкм у почкующихся (клетки при этом обычно тонкостенные) (рис. 2, *1, 2*). Краевые клетки по размерам обычно мало отличаются от срединных, (17)20—25(27)×15—23(27) мкм. Как было показано на рисунках Ладыженской и Жуковой (1971), клетки основания листа удлиненные. Их размеры у ямальских растений не отличаются от таковых у растений из якутского образца, который был изучен в сравнительном плане, и составляют 25—47(56)×(17)20—30(34) мкм. Клеточная сеть основания листа, особенно брюшного его края, характеризуется широкой изменчивостью как по степени и характеру утолщенности клеточных стенок, так и по размерам клеток (рис. 2, *14, 15, 18*).

Кутикула обычно гладкая, редко — очень слабо штриховатая.

Выводковые почки по форме и размерам у *L. decolorans*, очевидно, варьируют значительно больше, чем у других видов подрода. У растений mod. *subdensifolia-viridis* выводковые почки 20—31×20—22 мкм, желтовато-коричневатые, от округлых до 3—4-угольных, со слабо выступающими углами (рис. 2, *20*). У растений же mod. *densifolia-colorata* выводковые почки более крупные, (28)32—42(45)×(25)28—38(42) мкм, темно-коричневато-бурые или красновато-бурые, с более или менее сильно выступающими углами, 3—4- и многоугольные, редко почти звездчатые и округлые (рис. 2, *21*). При изучении образца из Томпо были обнаружены ранее не отмеченные (Ладыженская, Жукова, 1971) растения с выводковыми почками. Они коричнево-бурые, (20)25—42×(20)23—37 мкм, и несколько менее угловатые, чем выводковые почки растений mod. *densifolia-colorata* с Ямала. О существенной изменчивости размеров, окраски и формы выводковых почек говорят и литературные данные: по Müller (1954) — они трех- и многоугольные, ржаво-коричневые, 25—28 мкм; по Arnell (1956) — угловато-звездчатые, около 25 мкм, в красновато-желтых кучках; по Шлякову (1980) — 3—4-угольные или неправильно многоугольные, большей частью с выступающими углами, от почти бесцветных до ржаво-бурых, 21—38(42)×17—27(32) мкм. Выводковые почки у *L. decolorans*, как правило, образуются в больших кучках (как обычно у *L. grandiretis*) на верхушках побегов. Выводковые почки, находящиеся в центре кучки, более слабо пигментированы, и поэтому, наряду с темноокрашенными выводковыми почками, обычно встречается некоторое количество слабо пигментированных и неокрашенных. Выводковые почки развиваются главным образом на ювенильных листьях, вызывая их изменение, как и у других видов подрода (рис. 2, *9*).

Признаки образований, связанных с половым воспроизведением. Устье периантия с зубцами до 3 клеток длиной. В оптимальных условиях — довольно густозубчатое (рис. 2, *23*), а у ксероморфных форм в условиях, неблагоприятных для роста и развития, зубчатость устья периантия слабо выражена и зубцы редкие (рис. 2, *22*). Антеридиальные покровные листья обычно с более или менее крупным зубцом при основании спинного края, реже без него (рис. 2, *3—7*). Антеридии по одному в пазухах листьев, на 1-рядной ножке, которая (19)23—28 мкм в диам. и около 100 мкм дл. Тело антеридия 200×150 мкм. Клетки наружного слоя тела антеридия большей частью 4—5-угольные, субизодиаметрические, 25—30 мкм.

Вид отличается от *L. alboviridis* более мелкой и широкой, часто полулунной вырезкой листьев; обычно короткозаостренными верхушками лопастей листьев; более крупными краевыми клетками листьев; часто более крупными размерами и формой выводковых почек, их широкой изменчивостью по данным признакам; большим диаметром ножки антеридия, а также частой встречаемостью столонов, обычно более густой, черепитчатой облиственностью и некоторыми другими признаками.

От *L. bicrenata* обоеполые побеги *L. decolorans* отличаются по более мелкой и широкой вырезке листьев, характерной трапециевидной форме листьев зрелых побегов, характеру выводковых почек, частой встречаемости ♂ покровных листьев с зубцом при основании спинного края, что малохарактерно для *L. bicrenata*, и более короткозубчатому устью периантия. Поскольку все морфологические признаки подвержены существенной изменчивости, их анализ требует комплексного подхода.

В заключение хочу выразить благодарность О. В. Ребристой за предоставленные гербарные материалы, на которых была выполнена данная работа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Афонина О. М., Дуда Й. Печеночные мхи Чукотского полуострова. Препринт. Магадан, 1985. 40 с. — *Ладыженская К. И., Жукова А. Л. Isopaches decolorans* (Limpr.) Buch (*Hepaticae*) — новый вид для флоры СССР // Нов. сист. низш. раст. 1971. Т. 8. С. 310—314. — *Шляков Р. Н.* Новые дополнения к флоре печеночников северных районов СССР // Нов. сист. низш. раст. 1979. Т. 16. С. 201—208. — *Шляков Р. Н.* Печеночные мхи Севера СССР. Л.: Наука, 1980. Вып. 3. 188 с. — *Arnell S. Hepaticae* // Illustrated moss flora of Fennoscandia. I. Lund, 1956. 314 p. — *Müller K.* Die Lebermoose Europas (*Musci hepatici*). Lf. 5 // Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Leipzig, 1954. Bd 6. S. 641—756. — *Schuster. R. M.* A conspectus of the family *Lophoziaceae*, with a revision of the genera and subgenera // Amer. Midl. Nat. 1951. Vol. 45, N 1. P. 1—117. — *Schuster R. M.* The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meridian. New York; London: Columbia Univ. Press, 1969. Vol. 2. 1062 p. — *Schuster R. M., Damsholt K.* The *Hepaticae* of West Greenland from ca. 66° N to 72° N // Meddel. Grønland. 1974. Bd 199, N 1. S. 1—373. — *Schuster R. M., Damsholt K.* Some new taxa of *Jungermanniales* // Phytologia. 1987. Vol. 63. P. 325—328.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 IX 1989.

УДК 582.52 : 576.11

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 8

В. С. Чупов

ЗАМЕТКИ О ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СВЯЗЯХ НЕКОТОРЫХ ГРУПП ОДНОДОЛЬНЫХ

V. S. CHUPOV. NOTES ON PHYLOGENETIC CONNECTIONS IN SOME MONOCOTYLEDONOUS GROUPS

Статья продолжает серию работ по серологическому исследованию однодольных. Показано, что роды *Streptopus, Scoliopus* и *Clintonia* по серологическим данным близки к сем. *Liliaceae* s. str. Семейства *Trilliaceae, Alstroemeriaceae, Taccaceae* представляют собой самостоятельные группы высокого таксономического ранга. Обнаружено некоторое серологическое сходство между белками семян представителей порядков *Arecales* и *Zingiberales.* Анализ некоторых анатомических, морфологических и эмбриологических признаков, по мнению автора, подтверждает выводы серологического анализа.

В настоящей работе продолжена серия серологических исследований порядка *Liliales* (Чупов, 1984а, б). Применялась методика иммуно-электрофоретического исследования экстрагируемой физиологическим раствором фракции белков семян. Подробно методика описана в одной из предыдущих работ (Чупов, Кутявина, 1978). Исключение представляет методика приготовления антисыворотки к белкам семян рода *Brachychilum* (сем. *Zingiberaceae*). У исследованных

представителей порядка *Zingiberales* в семенах не было обнаружено необходимого для получения антисыворотки количества водорастворимых белков. Поэтому был использован следующий прием. Одно семя *Brachychilum horsfieldi* (9 мг сух. массы) помещали на сутки в воду для активизации микрофлоры, очищали от семенной кожуры и стерилизовали 5 мин в 70 % спирте, затем растирали в 1 мл физиологического раствора, и полученную взвесь использовали для иммунизации кроликов таким же образом, как белковые экстракты других видов. Титры антисывороток, представленные в табл. 1, даны в тех же единицах, что и в работе: Чупов, Кутявина (1980). Данные о числе полос и их интенсивности в иммуноэлектрофоретических реакциях в геле приведены в табл. 1. В данных о гомологичных реакциях дается число полос в последовательности, соответствующей убыванию их интенсивности. В гетерологических реакциях в первой графе для каждой антисыворотки указываются число полос и оценка их интенсивности в баллах, во второй графе — суммарная оценка реакции.

Материал для исследования был получен через семенные лаборатории различных ботанических учреждений. Идентификация семян проводилась путем сравнения образцов, поступивших из различных мест, а в случае необходимости сопоставлением с образцами семенной коллекции БИН АН СССР. (Пользуясь случаем, мы хотим поблагодарить сотрудников семенной лаборатории В. Н. Никифорову и Е. В. Серганову за оказанную помощь.) При подобной методике мы можем ручаться за правильность родовой принадлежности образцов семян.

Результаты и их обсуждение

Антисыворотка, полученная к белкам семян *Tulipa fosteriana*, кроме сильных реакций с белками семян представителей ближайших родов *Erythronium* и *Gagea* дает реакции с белками семян представителей родов *Streptopus* (1 полоса в 30 баллов), *Scoliopus* (1 полоса в 40 баллов) и *Clintonia* (2—3 полосы в 10, 20 и 30 баллов).

В предыдущих исследованиях было показано, что белки семян *Streptopus amplexifolius* не дают реакций с антисыворотками к белкам семян представителей родов *Asparagus, Nothoscordum, Dracaena, Hemerocallis*, дают очень слабую реакцию (2 полосы по 5 баллов) с антисывороткой *Bulbine annua* и достаточно сильную реакцию с *Veratrum californicum* (1 полоса интенсивностью 20 баллов). Белки семян *Scoliopus bigelovii* из перечисленных антисывороток давали реакцию с антисывороткой *Dracaena draco* (1 полоса в 5 баллов), *Bulbine annua* (2 полосы по 5 баллов) и *Veratrum californicum* (1 полоса в 10 баллов). Таким образом, белки семян представителей родов *Streptopus* и *Scoliopus* наилучшим образом реагируют с антисыворотками мелантиоидно-лилиоидной группы однодольных. Белки же семян представителей родов *Hemerocallis, Asphodeline, Cordyline, Chionodoxa* дают с антисывороткой *Tulipa fosteriana* реакцию более слабую, чем с антисыворотками представителей аспарагоидной группы, исследованными ранее. Так, белки семян *Chionodoxa luciliae* с антисывороткой *Scilla pratensis* дают 2 полосы по 30 баллов (следовая реакция с *Tulipa fosteriana*), белки *Cordyline australis* и *Asphodeline lutea* с антисывороткой *Bulbine annua* дают по 3 полосы интенсивностью в 20 баллов (1 полоса в 20 баллов и 2 полосы по 10 баллов соответственно с антисывороткой к роду *Tulipa*). Белки семян *Smilacina racemosa* наилучшим образом реагируют с антисыворотками к белкам семян *Dracaena draco* (1 полоса в 20 баллов), а *Hemerocallis middendorfii* — с антисывороткой *Phormium coelensoi* (1 полоса в 10 и 1 полоса в 20 баллов). Кроме того, аспарагоидные роды имеют достаточно интенсивные реакции и с другими антисыворотками своей группы (Чупов, Кутявина, 1978, 1981a). Белки семян рода *Clintonia* ранее не исследовались, но наличие 2 и

ТАБЛИЦА 1

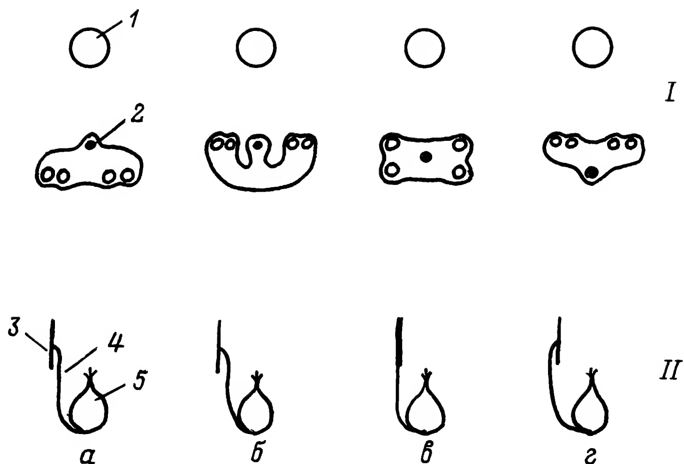
Число полос и оценка их интенсивности в серологических реакциях

Исследованные виды	Антисыворотки к белкам семян и их титры *, в скобках											
	Tulipa fosteriana (3)		*Tacca integrifolia* (5)		*Brachychilum horsfieldi*		*Sabal blakbouriana* (2)		*Alstroemeria aurantiaca* (4)		*Paris quadrifolia* (2)	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Nelumbo nucifera Gaertn.	1×5+1c	5	2×10	20	0	0	0	0	1×5	5	0	0
Tacca integrifolia Ker-Gawl.	0	0	3, 1		0	0	0	0	1×10	10	0	0
Pontederia cordata L.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dioscorea caucasica Lipsky	0	0	0	0	0	0	0	0	1c	c	1c	c
Alstroemeria auranthica D. Don	2×10	20	1×10	10	1×10+1×5	15	0	0	2, 3		0	0
Smilax excelsa L.	1×10	10	1×5	5	1×10	10	0	0	0	0	0	0
Colchicum autumnale L.	1×10	10	1c		1c	c	0	0	1×20	20	1c	c
Trillium camschatcense Ker-Gawl.	0	0	2c	c	0	0	0	0	1c	c	1, 1, 1	
Littonia modesta Hook.	1×5	5	0	0	—	—	—	—	2×5	10	0	0
Uvularia grandiflora Smith	1×5	5	1×10	10	0	0	—	—	2×5	10	1×10	10
Jubaea chilensis (Moln.) Baill.	0	0	1×5	5	1×20	20	1×30	30	1×20	20	2×5	10
Sabal blackbouriana Hemsl.	1×10	10	1×20+1×5	25	1×20+1×10	30	3		1×20	20	2×5	10
Cocos nucifera L.	0	0	1c	c	1×30	30	1×30	30	1×20	20	0	0
Pandanus furcatus Roxb.	1×40	40	1×40+1×5	45	1×20+1×10	30	1×10	10	1×10+1×5	5	2×5	10
Aglaonema crispum Nichols.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Anthurium bakeri Hook. f.	c	c	2×5	10	2×5	10	0	0	1×10	10	1×5	5
Zigadenus elegans (Pursh) Rydb.	1×15	15	1×15+1×5	20	1×5	5	—	—	0	0	2×5	10

Veratrum californicum Dur.	1×15	15	1×15+1×5	20	1×5	5	—	—	0	0	1×5	5
Melanthium virginicum L.	1×15	15	0	0	1×5	5	0	0	—	—	0	0
Medeola virginiana L.	1×10	10	—	—	0	0	0	0	0	0	0	0
Disporum lanuginosum (Michx.) Nichols.	2×15	30	—	—	0	0	0	0	0	0	c	c
Streptopus amplexifolius (L.) DC.	1×30	30	1c	c	1×15	15	—	—	0	0	0	0
S. roseus Michx.	1×30	30	—	—	1×7	7	1c	c	0	0	0	0
Scoliopus bigelovii Torr.	1×40	40	—	—	1×7	7	1c	c	0	0	0	0
Clintonia udensis Trautv. et Mey.	1×30+1×10	40	0	0	0	0	0	0	1×5	5	1×5	5
C. borealis (Ait.) Rafin.	2×20+1×10	50	—	—	0	0	0	0	1×5	5	1×5	5
C. umbellata Shafer	1×20+1×10	30	—	—	0	0	0	0	1×7	7	1×5	5
Gagea lutea L.	1×30	30	—	—	0	0	0	0	0	0	0	0
Erythronium sibiricum (Fisch. et Mey.) Kryl.	1×30+1×20	50	1×10	10	0	0	—	—	0	0	0	0
Tulipa fosteriana Hoog	2, 2		2×10	20	0	0	—	—	0	0	0	0
Hemerocallis middendorfii Trautv. et Mey.	1×20	20	1×20	20	2×7	14	—	—	1×15	15	0	0
Smilacina racemosa Desf.	1×5	5	—	—	1×5	5	0	0	1×10	10	c	c
Nothoscordum fragrans Kunth.	1×15	15	—	—	1×10+1×5	15	0	0	1×5	5	c	c
Asphodeline lutea (L.) Reichenb.	2×10	20	2×5	10	1×15	15	0	0	1×10	10	1×5	5
Cordyline australis Hook.	1×20	20	1×20	20	2×15	30	—	—	1×15	15	0	0
Chionodoxa luciliae Boiss.	0	0	1c	c	1c	c	0	0	0	0	1c	c

Примечание. Обозначение «1×10+1×5» расшифровывается как одна полоса с интенсивностью окраски 10 баллов и одна полоса с интенсивностью окраски 5 баллов. Во втором столбце каждой колонки указывается суммарная оценка каждой реакции. В данном случае — 15 баллов. «с» — слабая полоса со следовыми количествами преципитата, «0» — отсутствие реакции, «—» — вариант не ставился.

* Титр указывается в тех же единицах, что и в работе: Чупов, Кутявина, 1980.



Схемы поперечных (*I*) и продольных (*II*) планов строения цветков, имеющих тычинки с абаксиальным (*а*, *б*), маргинальным (*в*) и адаксиальным (*г*) расположением пыльников на тычиночной нити.

Раскрывание пыльников: экстрорзное (*а*), интрорзное (*б*, *г*), латрорзное (*в*). *1* — гинецей, *2* — проводящий пучок тычинки, *3* — связник, *4* — тычиночная нить, *5* — пыльник.

3 полос высокой интенсивности в реакциях с антисывороткой *Tulipa fosteriana* с большой вероятностью указывает на принадлежность этого рода к лилиоидной группе. По крайней мере во всех предыдущих экспериментах (по белкам лилейных — порядка 1200) подобная реакция указывала на родство на уровне семейства или группы очень близких семейств. Все это дает нам основание предполагать наличие более близкого родства между родами *Streptopus, Scoliopus, Clintonia* и сем. *Liliaceae* s. str., чем между этими родами и представителями порядка *Asparagales.*

Со времен A. Jussieu (1791) большинство систематиков относили роды *Streptopus, Scoliopus* и *Clintonia* в группу родства спаржевых. В этой же группе находились и роды *Paris* и *Trillium.* Авторы, выделявшие сем. *Trilliaceae*, помещали род *Scoliopus* в это семейство. Но надо отметить, что C. Kunth (1843) очень обоснованно выделял роды *Clintonia, Streptopus, Scoliopus* в трибу *Uvularieae*, сближаемую им с сем. *Melanthiaceae.* Менее радикальна была попытка I. Baker (1875), который выделил внутри *Asparagoideae* группу родов с экстрорзно раскрывающимися пыльниками. Однако эти идеи не получили развития и были на долгое время оставлены. Признак направления вскрывания пыльников использовался в основном при характеристике отдельных родов (Engler, 1888; Krause, 1930). Большее значение придавал ему F. Buxbaum (1937), который выделял на его основе группы родов в подсемействе *Lilioideae.* Интерес к использованию этого признака стал повышаться в последнее время. Так, H. Huber (1969 : 312) отмечает, что встречаемость в одной группе экстрорзных и интрорзных пыльников указывает на ее примитивность. (Само заключение это ошибочно, так как рассматривается группа неродственных таксонов).

R. Dahlgren и H. Clifford (1982), придерживаясь еще в основном взглядов A. Engler на объем подсемейства *Asparagoideae*, указывают на вероятную необходимость разделения родов с экстрорзными и интрорзными пыльниками, а в работе R. Dahlgren, H. Clifford, P. Yeo (1985) уже производится такое разделение.

Однако полноценному использованию этого признака мешала недостаточно глубокая его изученность. В основе признака направления вскрывания пыльника лежит другой, более фундаментальный признак — тип расположения пыльника на тычиночной нити.

Относительно оси цветка пыльники на тычиночной нити могут располагаться абаксиально, маргинально, либо адаксиально (см. рисунок). Тип вскрывания пыльников часто соответствует их расположению на нити: абаксиальные пыльники вскрываются экстрорзно, маргинальные — латрорзно и адаксиальные — интрорзно. Но встречаются случаи, а в рассматриваемой группе они

довольно часты, когда в процессе онтогенеза пыльцевые мешки разворачиваются так, что и при абаксиальном расположении они раскрываются латрорзно или интрорзно (см. рисунок). Таким образом, в основу систематических построений должен быть положен тип строения тычинки, а не направление вскрывания пыльников, которое лишь частично с ним совпадает.

Отвлекаясь от границ рассматриваемой группы, мы должны отметить, что тип расположения пыльников на тычиночной нити имеет очень большое значение для исследований в области макросистематики и филогении. Это столь же фундаментальный признак, как тип гинецея — апокарпный или синкарпный, и использование его приводит к весьма важным филогенетическим заключениям как в классе однодольных, так и в классе двудольных (Чупов, 1986, 1989).

Наличие рассматриваемого явления привело к тому, что авторы, опиравшиеся на признак направления вскрывания пыльников, отмечали наличие в сем. *Liliaceae* s. str. латрорзных и интрорзных пыльников, что не давало им особых поводов сближать его с таксонами, имеющими экстрорзные пыльники. Если же опираться на тип тычинки — по положению пыльника на тычиночной нити, то оказывается, что в этом семействе присутствуют таксоны с абаксиальным и маргинальным типом и другие таксоны с абаксиальным типом тычинок могут оказаться к нему гораздо более близкими, чем предполагалось ранее.

Данные о строении тычинок в рассматриваемой группе приведены в табл. 2. Часть из них взята из работы В. С. Чупова (1984б), часть приводится впервые. Как видно из этой таблицы, представители родов *Streptopus, Scoliopus, Clintonia* имеют тычинки с абаксиально расположенными пыльниками. Помещение их в порядок *Asparagales* выглядело бы менее естественным, так как все его представители (за исключением сем. *Ruscaceae*, где экстрорзность, видимо, вторична и связана со срастанием тычинок в трубку) имеют тычинки с адаксиально расположенными пыльниками.

Установление типа тычинок — необходимый, но не достаточный признак для выяснения филогенетических связей рассматриваемых родов. Порядки *Asparagales*, с одной стороны, *Melanthiales* и *Liliales*, с другой — разделяет целый комплекс признаков, в который кроме типа строения тычинок входят также тип нектарников, тип перфорационных пластинок сосудов, строение и окраска семенной кожуры, число жилок в листочках околоцветника, степень олиственности цветоносного побега (Чупов, 1984б; Чупов, Немирович-Данченко, 1988). Распределение этих признаков среди исследуемых таксонов представлено в табл. 2. Как видно из ее данных, роды *Scoliopus, Streptopus, Clintonia* несомненно ближе к мелантиоидно-лилиоидному комплексу родов, чем к аспарагоидным однодольным. Особенно показательно наличие у них, кроме абаксиально расположенных на тычиночной нити пыльников, перигониальных нектарников и семенной кожуры, состоящей из производных обоих интегументов и при наличии пигмента имеющей коричневую окраску.

Если морфологические признаки позволяют установить отсутствие близкой связи между рассматриваемыми родами и семействами порядка *Asparagales* и отнести их к мелантиоидно-лилиоидному комплексу, то дальнейшее уточнение их места в системе, по крайней мере, для некоторых из них, помогают сделать данные эмбриологии.

Детальное эмбриологическое исследование интересующих нас родов было предпринято R. Berg (1962), I. Björnsted (1970). Выводы их свелись к следующему: род *Clintonia* несомненно близко родственен представителям подсемейства *Lilioideae*, роды *Streptopus* и *Scoliopus* могут быть отнесены к подсемейству *Melanthioideae* системы Engler. Систематически значимые эмбриологические признаки, представленные в этих работах, сведены в табл. 2. Как видно из нее, род *Clintonia* (учитывая, что Clintonia-тип зародышевого мешка, так же как и Drusa-тип, является вариантами Fritillaria-типа) по всем трем признакам сходен с представителями сем. *Liliaceae* s. str. Роды же *Streptopus* и *Scoliopus*

ТАБЛИЦА 2

Распространение некоторых признаков среди исследованных таксонов (по: Berg, 1962; Björnsted, 1970; Wagner, 1978; Чупов, 1984б с дополнениями ,* Сатарова, 1985; Чупов, Немирович-Данченко, 1988)

Исследованные таксоны	Тип тычинок	Направление вскрывания пыльников	Тип нектарников	Число жилок в листочках околоцветника	Тип перфорационной пластинки сосудов в поздней метаксилеме	Окраска семенной кожуры	Наличие рафид	Наличие периклинальных клеточных стенок в нуцеллярном эпидермисе	Наличие париетальных клеток макроспор	Тип зародышевого мешка	Строение семенной кожуры
Lilium	Аб	И	П	Мн, Мн	Лст	К	0	0	0	Fr.	2
Fritillaria	Аб	И—Л	П	Мн, Мн	Лст	К	0	0	0	Fr.	2
Tulipa	МТ	Л	О	Мн, Мн	Лст	К	0	0	0	Fr., Dr.	2
Erythronium	МТ	Л	П	Мн, Мн	Лст	К	0	0	0	Fr., Ad.	2
Lloidia	—	—	П	—	Лст	К	0	0	0	Fr.	2
Gagea	МТ	Л	П	Мн, Мн	Лст	К	0	0	0	Fr.	2
Clintonia	Аб	И	П	5—7. 7	—	К	0	0	0	Cl.	2
Scoliopus	Аб	—	П	—	Лст	К	0	+	0	Pol.	2
Streptopus	Аб	Э—Л	П	3—5, 5	—	БП	—	+ (?)	0	Pol.	2
Disporum	Аб	Э	П	1—3, 3	—	К, БП	0	+	0	Pol.	2
Medeola	Аб	Л	П	—	Лст	К	0	—	0	Fr.	2
Melanthiaceae	Аб	Э, Л	П	Мн	Лст	К	+	—	+	Pol.	2
Uvularia	—	—	П	—	—	К	0	—	0	Pol.	2
Paris	М	Л	П	—	Лст	К, Бп	+	+	+	Sc	2
Trillium	М	Л	О	—	Лст	К, Бп	+	+	+	Sc	2
Asparagales	Ад	И	С	1, 1 **	Пр, редко Лст	Ч, Бп	+, 0	+	+	Pol., Sc., Ad., Dr., End.	1 (2)

Примечание. Тип тычинок: Аб — расположение пыльников абаксиальное, Ад — расположение пыльников адаксиальное, М — расположение пыльников маргинальное, МТ — пыльники маргинальные Tulipa-типа. Направление вскрывания пыльников: И — интрорзное, И-Л — интрорзно-латрорзное, Э-Л — экстрорзно-латрорзное, Л — латрорзное. Тип нектарников: П — перигониальные, С — септальные, О — отсутствуют. Число жилок на листочках околоцветника: Мн — много, более 9; числа, поставленные через знак «—»означают разброс от и до, через *запятую* указывается число жилок во внешнем и во внутреннем кругах соответственно. Тип перфорационной пластинки сосудов в поздней метаксилеме: Лст — с лестничными перфорациями, Пр — с простыми перфорациями. Окраска семенной кожуры: К — коричневая, Ч — черная, БП — без пигмента. Тип зародышевого мешка: Fr — Fritillaria, Dr — Drusa, Ad — Adoxa, Cl — Clintonia, Pol — Polygonum, Sc — Scilla, End — Endimion. Строение семенной кожуры: 1 — из производных одного интегумента, 2 — кожура состоит из производных обоих интегументов. Во всех графах «+» означает наличие признака, 0 — его отсутствие, «—»— отсутствие данных.

* Впервые приводятся данные по строению тычинок *Streptopus amplexifolius* (L.) DC., *Scoliopus bigelovii* Torr., *Disporum lanuginosum* (Michx.) Nichols., *Medeola virginiana* L., *Clintonia udensis* Trautv. et Mey.

** В нескольких родах с крупными цветками число жилок до 7 и более.

несут признаки как мелантиоидных (тип зародышевого мешка), так и лилиоидных (наличие париетальных клеток макроспор) родов.

Имеющихся данных пока не достаточно, чтобы с уверенностью говорить о систематической принадлежности родов *Streptopus* и *Scoliopus*, но, учитывая и данные серологии, можно полагать, что они действительно относятся к переходной между мелантиоидными и лилиоидными однодольными группе.

В систематике рассматриваемой группы большое внимание уделяется признаку наличия или отсутствия рафид. Роды *Clintonia, Streptopus, Scoliopus*, так же как и все представители сем. *Liliaceae* s. str., не имеют этих образований. Они отсутствуют и у некоторых представителей порядков *Melanthiales* и *Asparagales*, так что большого веса применительно к каждому отдельному роду этот признак иметь не может, но, очерчивая всю группу

лилейных и тяготеющих к ним родов, он также имеет определенное значение.

Род *Medeola* на основании определенного морфологического сходства, выражающегося в наличии корневища, мутовки стеблевых листьев, свободных стилодиев, обычно сближают с сем. *Trilliaceae*. Однако, как указывает F. Utech (1978), Anderson в 1940 г. в неопубликованной работе сближает этот род с *Lilioideae* на основе данных по анатомии проводящей системы цветка. К этому же заключению приходит R. Berg (1962) на основе эмбриологических и макроморфологических исследований. Данные различных работ, посвященных роду *Medeola*, приведены в табл. 2 и однозначно указывают на его близость к сем. *Liliaceae* s. str. По серологическим данным (табл. 1), белки семян *Medeola virginiana* не дают сильной реакции с антисывороткой, выработанной на белки семян *Tulipa fosteriana*. С другой стороны, они совершенно не реагируют ни с антисывороткой, полученной к роду *Paris* (табл. 1), ни с антисыворотками к родам *Ruscus, Yucca, Phormium* (Чупов, Кутявина, 1981а). Видимо, в случае с родом *Medeola* мы имеем ситуацию, сходную с описанной нами ранее для рода *Eranthis* и сем. *Ruscaceae* (Чупов, Кутявина, 1980). В приведенных случаях мы высказали предположение о более быстром изменении белковых признаков у родов, значительно отличающихся в серотаксономическом отношении от своих несомненных родственников. Подобное же замечание можно высказать и относительно рода *Medeola*, который, видимо, близок к сем. *Liliaceae* s. str., на что указывает весь набор структурных признаков.

Серологические данные не дают оснований для сближения рода *Uvularia* с рассмотренной выше группой родов.

В предыдущих, указанных выше статьях нами были приведены сравнительно-серологические данные по многим из доступных и удобных для исследования родов однодольных. Остались не исследованными много редких экзотических родов, семенной материал по которым получить очень сложно, или таких, семена представителей которых не содержат значительных количеств растворимых белков. Данные по таким объектам будут накапливаться длительное время и поневоле будут отрывочными. При подобной ситуации они, конечно, не будут иметь большого веса при установлении родственных связей между таксонами. Однако и в этом случае они могут оказаться полезными как указатели того направления, в котором следует провести поиск, используя другие, не серологические методы систематического анализа.

В этом плане интересны результаты реакций антисыворотки, полученной к белкам семян рода *Brachychilum* (сем. *Zingiberaceae*). Семена представителей порядка *Zingiberales* вообще редки в доступных нам источниках получения материала. Кроме того, они почти не содержат белков, извлекаемых водой и водными растворами солей. Для получения антисыворотки к белкам семян *Brachychilum horsfieldii* нами был применен описанный выше прием иммунизации водной взвесью растертых семян. Однако и получив данную антисыворотку, в условиях применяемой методики мы не могли провести сравнительно-серологическое исследование с другими представителями этого порядка, так же как и поставить гомологическую реакцию. Пришлось ограничиться теми родами однодольных, которые имеют водорастворимые белки.

Как видно из данных табл. 1, наиболее интенсивную серологическую реакцию антисыворотка к белкам семян рода *Brachychilum* дает с белками пальм и пандануса (роды *Jubaea, Sabal, Cocos, Pandanus*). Оценка наиболее сильных полос равняется 20—30 баллам. Обращает на себя внимание и интенсивная реакция с данной антисывороткой белков семян рода *Cordyline* (2 полосы по 15 баллов). Но белки семян *C. australis* вообще характеризуются большой широтой реагирования, что отмечалось нами и ранее (Чупов, Кутявина, 1978 : 482), а также видно и из материалов настоящей работы: с 4 из 6 сывороток они дают достаточно сильные реакции. Наиболее же сильная реакция у белков

семян этого вида наблюдается с антисывороткой *Dracaena draco* (2 полосы по 20 баллов и одна полоса в 10 баллов), которая и определяет группу родства этого таксона.

Реакции белков семян других рассматриваемых здесь видов с антисывороткой, полученной к белкам семян *Brachychilum horsfieldii*, по крайней мере вдвое слабее, чем ее реакция с представителями порядка *Arecales*.

Обычно порядок *Zingiberales* относят к подклассу *Liliidae* или выделяют в отдельный подкласс *Zingiberidae* (Cronquist, 1978). Dahlgren с соавторами (1985) также выделяют его в группу *Zingiberiflorae*, по рангу примерно равную подклассу. Таким образом, в систематике существуют два мнения: либо *Liliidae* и *Zingiberidae* отходят одним стволом, отдельным от *Arecidae*, либо все три таксона развиваются независимыми стволами. Данные антисыворотки, полученной к белкам семян *Brachichilum horsfieldii*, указывают на возможную близость *Arecidae* и *Zingiberidae*. Ранее C. Metcalfe (1961) на основе анатомических данных (тетрацитный тип устьиц и особенно сходство в строении проводящих пучков) указывал на возможность подобной связи, но обычно она не рассматривается. Действительно, в строении растений этих групп есть крупные различия. Мы не будем на них останавливаться, так как о них можно прочесть в любом руководстве по систематике, но в свете анатомических и серологических данных отметим то, что может указывать на их близость: обе группы склонны к образованию гигантских форм, имеют листья с развитыми черешками; *Arecaceae, Strelitziaceae* и *Zingiberaceae* (по другим *Zingiberales* нет данных) имеют до 6 слоев стенки пыльника (у всех остальных однодольных, кроме *Amaryllidaceae* и *Hypoxidaceae*, у которых 4—6 слоев, бывает 1—2 средних слоя), микропиле образуется 2 интегументами у части *Lemnaceae, Araceae* и *Pandanaceae* и, как правило, у *Cyclanthaceae, Arecaceae, Strelitziaceae, Musaceae, Maranthaceae* (кроме этой группы семейств подобное строение микропиле встречается только у *Ruppiaceae, Dioscoreaceae* и большинства *Commelinidae*, у остальных исследованных однодольных микропиле образуется 1 интегументом). Кристаллы кремния отмечаются у *Commelinidae, Strelitziaceae, Zingiberaceae, Costaceae, Cannaceae, Maranthaceae, Arecaceae*. Среди однодольных только у представителей *Arecales* и *Zingiberales* отмечены стегматы — склерифицированные кристаллоносные клетки. (Данные по анатомии и эмбриологии приводятся по сводкам: Поддубная-Арнольди, 1982; Сравнительная. . . 1985).

P. Harris, R. Hartley (1980) изучали фенольные соединения клеточных стенок растений. Исследовано 104 вида из 52 семейств, принадлежащих ко всем подклассам однодольных. Было показано, что феруловая кислота, обнаруживаемая по флуоресценции клеточных стенок в ультрафиолетовом свете, встречается только у представителей *Commelinidae* (12 семейств из 12 исследованных), *Zingiberidae* (6 семейств из 6 исследованных) и *Arecidae* (3 семейства из 7 исследованных). Кроме этой группы феруловая кислота отмечена еще в трех родах, принадлежащих семействам *Haemodoraceae* и *Tecophilleaceae*.

H.-D. Behnke (1981), исследуя пластиды ситовидных элементов однодольных, обнаружил, что для всех *Zingiberidae* и *Araceae*, а также для некоторых *Arecaceae* и *Dioscoreaceae* характерен особый их подтип P II cs, характеризующийся наличием белков и крахмала. У остальных однодольных крахмал отсутствует.

Наконец, нам хочется обратить внимание исследователей на особенности формирования листьев представителей семейств *Arecaceae* и *Musaceae*. У представителей обоих таксонов краевая зона развивающегося листа оказывается не жизнеспособной и отбрасывается (Skutch, 1930; Имс, 1964). Исследование онтогенеза листьев, видимо, сможет дать новые данные о родственных связях этих таксонов.

Таким образом, набирается довольно большое количество данных, позволяющих предполагать более близкое филогенетическое родство *Arecidae* и *Zingiberidae*, чем это предполагается в настоящее время.

Странные результаты получены в реакциях с белками семян рода *Pandanus*. Сем. *Pandanaceae*, видимо, несомненный родственник *Arecaceae* и действительно это единственный таксон, кроме пальм, дающий заметную реакцию с антисывороткой *Sabal*. Но очень сильна и реакция с антисывороткой, полученной к белкам семян родов *Tulipa* и *Tacca*. Нам уже встречались таксоны (*Eremurus, Cordyline*), белки семян которых хорошо реагируют с антисыворотками к различным группам растений (Чупов, Кутявина, 1978). Пока эти данные интересны в плане накопления материала.

Достаточно сильные антисыворотки к белкам семян родов *Paris, Alstroemeria* и *Tacca* не дают значительной интенсивности реакций с какими-либо определенными группами таксонов, что указывает на их значительную таксономическую самостоятельность. Это совпадает с тенденцией современной систематики придавать им ранг олиготипных семейств и даже порядков. Интересны данные по этим антисывороткам и в плане хотя бы и самого общего анализа серологических реакций вообще. В отдаленных реакциях спорадически выявляются таксоны, дающие довольно сильную реакцию с применяемой антисывороткой (например, *Tulipa, Hemerocallis, Cordyline* в реакциях с антисывороткой к роду *Tacca*). С одной стороны, это может говорить о разнокачественности антигенных детерминант — небольшое число «сильных» детерминант в отдаленном таксоне дает столь же интенсивную реакцию, как и большое количество, но более «слабых» детерминант более близкого таксона, но уже незначительное изменение при малом числе детерминант у соседнего отдаленного таксона приводит к резкому изменению интенсивности реакции. С другой стороны, анализ отдаленных реакций указывает на то, что выводы относительно единичных таксонов, исследованных вне их таксономического окружения, могут иметь малую достоверность.

Все же мы хотим обратить внимание на довольно сильную реакцию антисыворотки *Tacca integrifolia* с белками семян *Nelumbo nucifera*.

Ранее предпринимались попытки уточнить систематическое положение рода *Nelumbo* серологическим методом (Simon, 1970a, b), но к значительным результатам они не привели. Наиболее сильные реакции были получены между *Nelumbo* и *Euryale, Nelumbo* и *Agave*. Род *Tacca* обладает некоторыми необычными для однодольных признаками: сетчатым жилкованием и глубокой у некоторых видов рассеченностью листьев, развитым черешком. Стенка пыльника образуется по типу двудольных. В дальнейших исследованиях по филогении *Nelumbonales* было бы интересно привлечь данные, касающиеся сем. *Taccaceae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Имс А. Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 497 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 352 с. — *Сатарова Т. Н.* Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Streptopus amplexifolius (Asparagaceae)* // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 3. С. 373—378. — *Сравнительная* анатомия семян / Ред. Данилова М. Ф. Л.: Наука, 1985. 317 с. — *Чупов В. С.* Положение сем. *Liliaceae* s. str. (подсемейство *Lilioideae* сем. *Liliaceae* s. l.) в системе. Серологическое исследование // Бот. журн. 1984а. Т. 69, № 6. С. 752—761. — *Чупов В. С.* Положение сем. *Liliaceae* s. str. (подсемейство *Lilioideae* сем. *Liliaceae* s. l.) в системе. Анализ признаков // Бот. журн. 1984б. Т. 69, № 11. С. 1451—1461. — *Чупов В. С.* Некоторые особенности эволюции тычинок и листочков околоцветника покрытосеменных // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 3. С. 323—333. — *Чупов В. С.* О возможном филогенетическом единстве основной группы таксонов *Sympetalae* // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 8. С. 1129—1140. — *Чупов В. С., Кутявина Н. Г.* Сравнительное иммуно-электрофоретическое исследование белков семян лилейных // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 4. С. 473—493. — *Чупов В. С., Кутявина Н. Г.* Филогения некоторых групп лилейных по данным серологического анализа // Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980. С. 101—110. — *Чупов В. С., Кутявина Н. Г.* Серологические исследования в порядке *Liliales*. 1 // Бот. журн. 1981а. Т. 66, № 1. С. 75—81. — *Чупов В. С., Кутявина Н. Г.* Серологические исследования в порядке *Liliales. 2* // Бот. журн. 1981б. Т. 66, № 2. С. 407—416. — *Чупов В. С., Немирович-Данченко Е. Н.* Анатомические признаки семян и систематика однодольных // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 7. С. 952—964. — *Baker I.* Revision of the genera and species of *Asparagaceae* // J. Lin.

Soc. London (Bot.). 1875. Vol. 14. P. 507—503. — *Behnke H. D.* Siebelement—Plastiden, Phloem—Protein und Evolution der Blütenpflanzen: 2. Monokotyledonen // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1981. Bd 94, N 4. S. 647—662. — *Berg R.* Contribution to the comparative embryology of the *Liliaceae: Scoliopus, Trillium, Paris, Medeola* // Scr. Norske Vidensk.-Akad. Oslo. Mat. Naturv. Kl. Ny Ser. 1962. N 4. S. 20—64. — *Björnsted I.* Comparative embryology of *Asparagoideae—Polygonateae, Liliaceae* // Nytt. Mag. Bot. 1970. Vol. 17, N 3—4. P. 169—207. — *Buxbaum F.* Die Entwicklungslinien der *Lilioideae* // Bot. Arch. 1937. Bd 38. S. 305—398. — *Cronquist A.* The *Zingiberidae*, a new subclass of Liliopsida (Monocotyledons) // Brittonia. 1978. Vol. 30, N 4. P. 505. — *Dahlgren R., Clifford H.* The Monocotyledons. A comparative study. London, New York: Academic Press, 1982. 378 p. — *Dahlgren R., Clifford H., Yeo P.* The Families of the Monocotyledons. Berlin: Springer Verlag. 1985. 520 p. — *Engler A. Liliaceae* // Engler A., Prantl K. Die Natürlichenpflanzenfamilien. Bd 2, Auflif. 5. Leipzig: Engelmann, 1888. 605 S. — *Harris P. J., Hartley R. D.* Phenolic constituents of the cell walls of Monocotyledons // Biochem. Syst. Ecol. 1980. Vol. 8, N 2. P. 153—160. — *Huber H.* Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliefloren // Mitt. Bot. Staatssamml. München. 1969. Bd 8. S. 219—538. — *Jussieu A. L.* Genera plantarum. Paris, 1791. 297 p. — *Krause K. Liliaceae* / Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Ed 2. Bd 15a. Leipzig: Engelmann, 1930. 705 S. — *Kunth C.* Enumeratio plantarum T. 4. Stuttgartiae et Tubingie: Cottae, 1843. 752 S. — *Metcalfe C.* The anatomical approach to systematics // Rec. Adv. Bot. 1961. Vol. 1. P. 146—150. — *Simon J. P.* Comparative serology of the order *Nymphaeales.* 1. // Aliso. 1970a. Vol. 7, N 2. P. 243—262. — *Simon J.-P.* Comparative serology of the order *Nymphaeales.* 2 // Aliso. 1970b. Vol. 7, N 3. P. 325—350. — *Skutch K.* On the development and morphology of the leaf of the banana (*Musa sapientium* L.) // Amer. J. Bot. 1930. Vol. 17, N 4. P. 450—500. — *Utech F.* Floral vascular anatomy of *Medeola virginiana* L. and tribal note // Ann. Carnegie Mus. Nat. Hist. 1978. Vol. 47, N 2. P. 13—18.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 XII 1986.

УДК 581.526.422.3 : 581.533

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 8

В. И. Трофимец, В. С. Ипатов

СРЕДООБРАЗУЮЩАЯ РОЛЬ ЛИШАЙНИКОВОГО И МОХОВОГО ПОКРОВОВ В СУХИХ СОСНЯКАХ

V. I. TROPHIMETS, V. S. IPATOV. ENVIRONMENT-FORMING ROLE OF LICHEN AND MOSS COVERS IN DRY PINE FORESTS

Показано, что в подстилке и верхнем минеральном горизонте почвы под лишайниковым и моховым покровами, наблюдаются различия в кислотности, в содержании углерода, азота, фосфора и калия. Проведена оценка этих различий по индикационным шкалам Landolt (1977).

Ранее мы сообщали об особенностях влияния мохового и лишайникового покровов в сухих сосняках на гидротермический режим в коврах напочвенного покрова и верхнем корнеобитаемом слое почвы (Ипатов, Тархова, 1982; Ипатов, Трофимец, 1988). В этой статье приводятся результаты исследований о формировании моховым и лишайниковым покровами ряда химических показателей среды в подстилке и верхних минеральных горизонтах почвы.

Материал собирался в Ленинградской, Псковской областях и на юге Карельской АССР в сосняках на сухих песчаных почвах с глубоким уровнем стояния грунтовых вод. Отбирались лишайниковые синузии, сложенные *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb. и *C. rangiferina* (L.) Harm. (одновидовые и смешанные по видовому составу). Моховые синузии образованы *Pleurozium schreberi* (Brid) Mitt. и *Dicranum polysetum* Mich. (одновидовые и смешанные). Проективное покрытие мхов и лишайников около 100 %, в лишайниковых синузиях иногда несколько меньше.

Обычно лишайниковые синузии приурочены к древостоям с большей сквозистостью, чем моховые (Ипатов, Кирикова, 1981). Вместе с тем и те и другие могут встречаться при одинаковых значениях сквозистости древесного полога на участках, примыкающих друг к другу. Образцы отбирались из таких рядом расположенных лишайниковых и моховых синузий с близкими значениями

сквозистости древесного полога, что позволило исключить влияние этого показателя на расчеты. Такой подход предполагает следующую обработку собранного материала: вычисление разницы между показателями среды у моховой и лишайниковой пар синузий, расчет средней разницы и ее ошибки (Снедекор, 1961).

Отметим также, что отбирались синузии с минимальным участием видов травяно-кустарничкового яруса (проективное покрытие до 5 %). Чаще других встречались следующие виды: *Calluna vulgaris* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Festuca ovina* L.

Для анализов брали почвенные образцы из подстилки, элювиально-аккумулятивного и иллювиального почвенных горизонтов в 2-кратной повторности. В смешанном образце определяли: общий азот (по Несслеру), общий углерод (по Тюрину, с окончанием на фотоэлектроколориметре), общий фосфор (по фосфорно-молибденовой сини) и калий (на пламенном фотометре), активную (потенциометрически) и гидролитическую (по Каппену) кислотность, рассчитывали отношение углерода к азоту (Аринушкина, 1970).

Средообразующее воздействие мохового и лишайникового покровов идет как за счет смыва и прижизненных выделений из растений в растворы осадочных вод, проходящих сквозь напочвенный покров, так и за счет опада напочвенного покрова. Содержание зольных элементов и азота в лишайниках и мхах отражает особенности химического состава опада их (Рожнова, 1963; Казимиров и др., 1977). В связи с этим в лишайниках и мхах определяли содержание азота, фосфора и калия (по вышеназванным методикам), сумму кальция и магния (комплексонометрически), а также их зольность (прокаливание в муфеле при температуре 700 °C) в 8-кратной повторности. Для имитации прижизненных выделений и смыва исследовали водные вытяжки из мхов и лишайников (соотношение навески растительного материала и воды 1 : 10). В растворах определяли аммиачный азот, фосфор, калий и сумму кальция и магния, активную и титровальную кислотность. Анализ проводили в 4-кратной повторности. Кроме этого, в лабораторных условиях из образцов естественного сложения были получены искусственные лизиметрические воды путем полива образцов дистиллированной водой. Анализировали растворы, прошедшие сквозь лишайниковый или моховой покровы, их подстилки и элювиально-аккумулятивный минеральный горизонт 3—4 см мощности. Образцы брали в 2 районах в 10-кратной повторности для каждого типа покрова. Здесь определяли: pH, титровальную кислотность, сумму кальция и магния, сухой остаток.

Для оценки среды под мхами и лишайниками мы также воспользовались индикационными свойствами видов травяно-кустарничкового яруса. По 789 описаниям пятен доминирования напочвенного покрова в сухих сосняках определили встречаемость 52 видов трав и кустарничков в сухих сосняках, на моховых и лишайниковых покровах. Из них 17 видов достоверно «предпочитают» лишайниковые или моховые синузии. Следующие виды существенно чаще встречаются на лишайниковом покрове: *Rumex acetosella* L., *Koeleria glauca* (Spreng.) DC., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Carex ericetorum* Poll., *Hieracium pilosella* L., *Thymus serpyllum* L., *Festuca ovina* L. — итого 7 видов. Виды, «предпочитающие» моховой покров: *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *Chamerion angustifolium* (L.) Scop., *Calamagrostis arundinacea* Roth., *Melampyrum pratense* L., *Rubus saxatilis* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn., *Fragaria vesca* L., *Campanula rotundifolia* L. — итого 10 видов. Для каждой из этих двух групп по индикационным шкалам Ландольта (Landolt, 1977) вычислили средние баллы и их ошибки по следующим экологическим факторам: увлажнению, кислотности, обеспеченности азотом, гумусированности почвенного субстрата и свету. Однако отметим, что такая оценка включает влияние древостоя и отражает условия экологических ниш лишайниковых и моховых синузий в сухих сосняках. Для того чтобы исключить влияние сомкнутости древостоя,

описания моховых и лишайниковых пятен разбили на 3 группы в соответствии с градациями сквозистости древостоя над ними: сомкнутые — с сквозистостью от 10 до 39.9 %, среднесомкнутые — с сквозистостью от 40 до 69.9 %, редкие — с сквозистостью от 70 до 100 %. Для всех видов травяно-кустарничкового яруса в полученных 6 группах описаний вычислили встречаемость. Затем провели отбор видов для каждой группы. Если встречаемость вида в группе была выше встречаемости вида в сухих сосняках, то вид оставляли в группе, как «предпочитающий» встречаться в данных условиях сквозистости древесного полога и на определенном типе напочвенного покрова; в противном случае вид исключали из группы. По отобранным видам была дана экологическая оценка условий эдафосреды для каждой группы по индикационным шкалам Ландольта (Landolt, 1977), т. е. вычислены средние значения баллов по вышеперечисленным факторам среды. Достоверность и силу влияния именно напочвенного покрова в создании определенной экологической обстановки определяли по корреляционному отношению, исходя из 2-факторной дисперсионной схемы, где факторами влияния были: напочвенный покров (2 градации: лишайниковый и моховой) и сквозистость древостоя (3 градации, названные выше). Расчет вели по Плохинскому (1961).

Существенной стороной влияния напочвенного покрова на эдафическую среду является его воздействие на биологическое накопление питательных элементов в почве, создание определенной кислотности. Очевидно, что различие в химических показателях почвы лишайниковых и моховых синузий определяется во многом химическим составом самих лишайников и мхов. Анализ показывает, что содержание азота, фосфора, калия, суммы кальция и магния во мхах существенно больше (в 1.5—3 раза), чем в лишайниках (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Содержание некоторых химических элементов в лишайниках и мхах (воздушно-сухая навеска, n=8)

Химический элемент	Растительный материал		d	S_d
	Лишайниковый, $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	Моховой, $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$		
Азот, мг/г	7.91±0.60	12.97±0.48	**—5.06**	0.77
Фосфор, мг/г	0.48±0.04	0.89±0.06	**—0.41**	0.08
Калий, мг/г	1.55±0.11	4.79±0.29	**—3.24**	0.31
Сумма кальция и магния, мг-экв/г·10^{-1}	0.63±0.06	2.33±0.19	**—1.80**	0.20
Зольность, % (n=10)	1.35±0.13	3.89±0.24	**—2.54**	0.27

Примечание. $\bar{x}$ — средняя арифметическая, $S_{\bar{x}}$ — ошибка средней арифметической, d — разность между средними, S_d — стандартная ошибка разности, n — повторность. В табл. 1—6 выделенные жирным шрифтом значения достоверны с вероятностью 0.95.

Сравним характеристики почвенной среды под мхами и лишайниками. В табл. 2 приведены данные по содержанию общего азота, фосфора, калия, углерода, активной и гидролитической кислотности в почвенных горизонтах основной корнеобитаемой зоны. Из табл. 2 видно, что кислотность подстилки выше под мхами, причем кислотность как в активной форме (pH), так и в обменной (гидролитическая). Большая гидролитическая кислотность моховых подстилок указывает также на то, что моховой подстилочный материал обладает большей поглощающей поверхностью и способен в больших количествах содержать не только ионы водорода, но также и ионы обменного кальция и магния, которые необходимы растениям. Содержание азота в лишайниковых подстилках оказалось выше, что, вероятно, связано с более интенсивной минерализацией лишайникового растительного материала по сравнению с моховым (Трофимец, 1988). Фосфор не дал различий, а калия оказалось больше в моховых подстилках. Отношение углерода к азоту (C : N) ниже под лишайниками, а в целом довольно высокое и свидетельствует о бедности местообитаний сухих сосняков.

ТАБЛИЦА 2

Физико-химическая характеристика почв под лишайниковым и моховым покровами

Показатели	Напочвенный покров		$\bar{d}$	$S_{\bar{d}}$
	лишайниковый, $\bar{x}\pm S_{\bar{x}}$	моховой, $\bar{x}\pm S_{\bar{x}}$		
Подстилка, $n=75$				
pH водн.	4.10±0.03	3.97±0.02	**0.13**	0.02
Углерод, %	39.3±0.65	40.9±0.70	**−1.60**	0.67
Азот, %	0.95±0.02	0.88±0.02	**0.07**	0.02
Фосфор, % · 10^{-2}	7.15±0.12	7.17±0.14	−0.02	0.16
Калий, % · 10^{-2}	9.69±0.18	11.08±0.30	**−1.38**	0.34
Отношение C : N	43.0±1.00	47.6±1.00	**−4.60**	1.10
Гидролитическая кислотность, мг-экв/100 г	72.2±4.60	95.8±10.1	**−23.4**	9.8
Элювиально-аккумулятивный горизонт почвы, $n=76$				
pH водн.	4.43±0.03	4.37±0.03	**0.06**	0.03
Углерод, %	0.89±0.04	0.82±0.03	**0.07**	0.03
Азот, % · 10^{-2}	3.10±0.20	2.72±0.11	**0.38**	0.14
Фосфор, % · 10^{-2}	0.44±0.02	0.41±0.02	0.03	0.02
Калий, % · 10^{-2}	3.09±0.14	2.94±0.12	**0.16**	0.06
Отношение C : N	30.3±1.00	31.2±1.00	−1.10	1.20
Гидролитическая кислотность, мг-экв/100 г	4.81±0.66	4.74±0.93	0.08	0.59
Иллювиальный горизонт почвы, $n=47$				
pH водн.	5.20±0.04	5.20±0.04	0	0
Углерод, %	0.44±0.02	0.48±0.02	**−0.04**	0.02
Азот, % · 10^{-2}	2.78±0.17	2.76±0.15	0.02	0.10
Фосфор, % · 10^{-2}	4.76±0.28	5.10±0.31	**−0.34**	0.16
Калий, % · 10^{-2}	4.00±0.17	3.99±0.19	0.01	0.08
Отношение C : N	16.8±0.9	17.8±0.8	−1.00	0.50
Гидролитическая кислотность, мг-экв/100 г	3.33±0.34	3.33±0.34	0	0

Примечание. $\bar{d}$ — средняя разность между средними, $S_{\bar{d}}$ — ошибка средней разности.

В элювиально-аккумулятивном горизонте под лишайниками содержание углерода, а значит и гумуса, выше, чем под мхами. Видимо, это объясняется механическим перемещением измельченных частиц растительных остатков, особенно горелого материала, в минеральные горизонты почвы. Содержание азота и калия несколько выше под лишайниковым покровом, в то время как содержание фосфора под различными типами напочвенного покрова не изменяется. Активная кислотность немного больше под мхами, а показатель «гидролитическая кислотность» достоверных различий не дал. В иллювиальных горизонтах наблюдаются лишь различия в содержании углерода. Отметим, что содержание элементов питания в почвах сухих сосняков низкое, поэтому их различия в почвах лишайниковых и моховых синузий очень малы. Приведенные данные также свидетельствуют о том, что с глубиной влияние напочвенного покрова в значительной степени падает.

Поскольку мощность и весовые запасы подстилок под лишайниковым и моховым покровами значительно различаются (по нашим данным, весовые запасы, т/га, моховых подстилок выше лишайниковых в 1.4—1.5 раза), постольку и соотношение запасов минеральных питательных веществ будет различаться. Пересчет по запасам показал, что количество азота в 1.3 раза, фосфора в 1.4 раза и калия в 1.6 раз выше под моховым покровом.

ТАБЛИЦА 3

Состав водных вытяжек из лишайников и мхов, $n=4$

Показатели	Растительный материал		d	S_d
	лишайниковый, $\bar{x}\pm S_{\bar{x}}$	моховой, $\bar{x}\pm S_{\bar{x}}$		
рН водн.	4.90+0.04	4.67+0.09	0.23	0.10
Титровальная кислотность, мг-экв/л	1.43+0.25	2.67+0.23	**−1.24** **−1.24**	0.34
Азот, мг/л	9.4+1.5	27.0+2.3	**−17.6**	2.8
Фосфор, мг/л	8.7+0.9	25.8+2.0	**−17.1**	2.2
Калий, мг/л	17.0+2.0	21.8+1.3	−4.8	2.4
Сумма кальция и магния, мг-экв/л$\times$ $\times10^{-1}$	1.85+0.31	3.62+0.21	**−1.77**	0.37

Рассмотренные почвенные показатели не всегда адекватно оценивают количество доступных растениям питательных веществ в почве. Об этом имеются и указания в литературе (Орлов и др., 1974). Поэтому, кроме вышерассмотренных показателей, мы также оценивали воздействие напочвенного покрова на эдафическую среду, анализируя содержание элементов питания и кислотность в растворах, проходящих сквозь лишайниковый и моховой покровы (лизиметрические воды). Во-первых, были проанализированы растворы, поступающие в подстилку, — водные вытяжки из мхов и лишайников (табл. 3); во-вторых, растворы, уже прошедшие сквозь подстилку, и часть или весь элювиально-аккумулятивный горизонт (табл. 4). Данные табл. 3 свидетельствуют, что в моховом покрове циркулируют растворы с большим содержанием аммиачного азота, фосфора, калия, суммы кальция и магния. Это согласуется с тем, что содержание этих элементов выше в дерновинках мхов, чем лишайников, а поэтому возможностей к вымыванию у них больше. В то же время эти растворы в большей степени подкислены и, вероятно, в основном за счет более кислых водорастворимых органических веществ, так как титровальная кислотность здесь почти в два раза выше, чем под лишайниками. Прохождение вод сквозь подстилку и минеральный горизонт не меняет соотношения суммы кальция и магния, а также кислотности под лишайниковым и моховым покровами. В то же время значения сухого остатка лишь подтверждают, что общее количество органических и минеральных веществ в растворах, передвигающихся в моховых синузиях, выше.

Содержание биогенных элементов в лизиметрических растворах более определенно, чем предыдущие показатели, свидетельствует о более обеспеченном режиме питания под моховым покровом, причем не только в подстилке, но и минеральном горизонте. Анализ лизиметрических вод подтверждает и тот факт, что в моховых синузиях создается более кислая обстановка.

ТАБЛИЦА 4

Состав лизиметрических растворов под лишайниковым и моховым покровами, $n=10$

Показатели	Напочвенный покров		$\bar{d}$	S_d
	лишайниковый, $\bar{x}$	моховой, $\bar{x}$		
рН раствора	4.75	4.45	**0.30**	0.10
Титровальная кислотность, мг-экв/л	0.57	1.12	**−0.55**	0.16
Сумма кальция и магния, мг-экв/л	0.13	0.17	−0.04	0.02
Сухой остаток, мг/л	204.5	374.5	**−170.0**	69.4

В целом результаты анализов показывают, что лучший режим питания для трав, кустарничков и возобновляющейся сосны создается под моховым покровом. Следует иметь в виду и то, что здесь также более благоприятный режим влажности — в среднем почва, особенно подстилка, под мхами более влажная, чем под лишайниками и меньше пересыхает в засушливый период (Ипатов, Трофимец, 1988). Существенное значение имеет и большая мощность моховых постилок. По нашим данным, средняя мощность подстилки под мхами составляет 5.5 см (297 измерений), а под лишайниками — 1.9 см (312 измерений), т. е. под мхами формируется большее жизненноблагоприятное пространство для подземных органов растений. Все это приводит к тому, что такие корнеподстилочные виды, как *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Majanthemum bifolium* L., *Trientalis europaea* L. и другие, не только чаще встречаются на моховом ковре, но и имеют большее обилие. Отметим также, что общее покрытие травяно-кустарничкового яруса на лишайниковом покрове никогда не достигает таких значений, как на моховом.

Прямые оценки среды по данным почвенных анализов в полной мере подтверждаются оценками по индикационным свойствам видов трав и кустарничков, «предпочитающих» тот или иной напочвенный покров (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Оценка среды лишайниковых и моховых синузий по фитоиндикационным показателям видов травяно-кустарничкового яруса, баллы по: Landolt (1977)

Показатели среды	Напочвенный покров		t
	лишайниковый, $\bar{x}\pm S_{\bar{x}}$ (n=7)	моховой, $\bar{x}\pm S_{\bar{x}}$ (n=10)	
Влажность	1.79±0.15	2.70±0.15	**4.14**
Кислотность	2.79±0.31	2.10±0.23	1.85
Обеспеченность азотом	1.86±0.14	2.30±0.21	1.76
Гумусность почвенного субстрата	2.93±0.07	3.70±0.26	**2.75**
Освещенность	3.93±0.28	2.70±0.30	**3.00**

Примечание. t — критерий Стьюдента, $\bar{x}$ — средняя арифметическая, $S_{\bar{x}}$ — ошибка средней арифметической.

Данные при элиминировании влияния древостоя также указывают на тот факт, что именно покров из мхов создает более влажную обстановку в эдафосфере (табл. 6). Гумусность почвенного субстрата, главным образом мощность подстилки, под мхами выше именно за счет моховых растительных остатков, плохо поддающихся процессам минерализации. Сила влияния напочвенного покрова в изменении этих показателей фитосреды максимальна и достоверна. С другой стороны, эти данные говорят о том, что травы и кустарнички наиболее реагируют на изменения именно этих факторов среды, т. е. эти факторы являются ведущими в распределении видов травяно-кустарничкового яруса по моховому и лишайниковому покровам. В меньшей степени изменяется под действием напочвенного покрова и менее значимо для трав и кустарничков различие в почвенной кислотности (с вероятностью 0.92). Различий в обеспеченности азотом этот метод не фиксирует. Поскольку исходный материал описаний получен нами в сосняках с разной сквозистостью древостоя, здесь приведены и фитоиндикационные оценки освещенности. Анализ свидетельствует о том, что лишайниковый ковер формируется преимущественно под разреженными древостоями. Кроме того, отметим, что, вероятно, отбор экологических свойств у трав и кустарничков на моховых и лишайниковых покровах шел сопряженно как по отношению к их эдафической среде, так и по отношению к световому режиму, поскольку виды травяно-кустарничкового яруса, произрастающие на мхах, несмотря на выровненность условий освещения (одна градация сквозистости) являются более теневыносливыми.

ТАБЛИЦА 6

Оценка средообразующего воздействия лишайникового и мохового покровов по фитоиндикационным параметрам видов травяно-кустарничкового яруса, баллы по: Landolt (1977)

Показатели среды	Сквозистость, %	Напочвенный покров		d	Влияние напочвенного покрова, η^2
		лишайниковый, $\bar{x}$	моховой, $\bar{x}$		
Влажность	10—39.9	2.50	2.91	−0.41	
	40—69.9	2.15	3.18	−1.03	**0.175**
	70—100	2.19	3.00	−0.81	
Кислотность	10—39.9	2.67	2.29	0.38	
	40—69.9	2.44	2.00	0.44	0.040
	70—100	2.50	2.00	0.50	
Обеспеченность азотом	10—39.9	2.00	2.32	−0.32	
	40—69.9	2.00	2.23	−0.23	0.025
	70—100	2.17	2.00	0.17	
Гумусность почвенного субстрата	10—39.9	3.33	3.86	−0.53	
	40—69.9	3.44	4.18	−0.74	**0.087**
	70—100	3.40	4.00	−0.60	
Освещенность	10—39.9	3.33	2.70	0.63	
	40—69.9	3.21	2.86	0.35	**0.105**
	70—100	3.40	3.00	0.50	
Число видов, «предпочитающих» данную градацию сквозистости, *n*	10—39.9	6	28		
	40—69.9	17	11		
	70—100	21	1		

Примечание. η^2 — корреляционное отношение.

Таким образом, в условиях сухих сосняков выявлена специфика эдификаторно-ценотического воздействия лишайникового и мохового покровов. Их средообразующее влияние в основном распространяется на подстилку и верхний минеральный горизонт почвы. Установлено, что под мхами создается повышенная гумусность почвенного субстрата — более мощная и с повышенным запасом массы подстилка, чем под лишайниками. Это способствует большему накоплению биогенных элементов под моховым покровом. Наличие его также существенно обогащает состав лизиметрических вод азотом, фосфором, калием, кальцием, магнием и подкисляет среду. Особенности ценотического влияния моховых и лишайниковых синузий проявляются в распределении трав и кустарничков, ведущими факторами которого являются режим влажности и гумусность почвенного субстрата.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аринушкина Е. В. Руководство по химическому анализу почвы. М.: Изд-во МГУ, 1970. 488 с. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Влияние сквозистости полога древостоя на характер напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1981. № 3. С. 39—45. — *Ипатов В. С., Тархова Т. Н.* Микроклимат моховых и лишайниковых синузий в сосняке лишайниково-зеленомошном // Экология. 1982. № 4. С. 27—32. — *Ипатов В. С., Трофимец В. И.* Влияние лишайниковых и зеленомошных ковров на водный режим верхнего корнеобитаемого слоя почвы сухих сосняков // Экология. 1988. № 1. С. 19—23. — *Казимиров Н. И., Волков А. Д., Зябченко С. С.* и др. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах европейского севера. Л.: Наука, 1977. 304 с. — *Орлов А. Я., Кошельков С. П., Осипов В. В.* и др. Типы лесных биогеоценозов южной тайги. М.: Наука, 1974. 231 с. — *Плохинский Н. А.* Биометрия. Новосибирск: Изд-во АН СССР, 1961. 364 с. — *Рожнова Т. А.* Почвенный покров Карельского перешейка. Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 184 с. — *Снедекор Дж. У.* Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М.: Изд-во с.-х. лит., 1961. 503 с. — *Трофимец В. И.* Биологическая активность почв моховых и лишайниковых синузий сухих сосняков // «Тр. 2-й молодежной конференции ботаников г. Ленинграда. Л., апрель 1988. Ч. 2. Ботан. ин-т АН СССР. Л. 1988. С. 140—151. Деп. в ВИНИТИ

14.07.88, № 5683—B88. — *Landolt E.* Ökologische Zeigwerte zur Schweizer Flora // Veröffentl. Geobot. Inst. Rübel. Zurich. 1977. H 64. 223 S.

Ленинградский государственный университет. Получено 22 V 1989.

УДК 581.584 © Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 8

П. Р. Третяк

ЛАНДШАФТНАЯ ЭКОЛОГИЯ ВАЖНЕЙШИХ ДОМИНАНТНЫХ ВИДОВ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВЫСОКОГОРЬЯ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

P. R. TRETYAK. THE LANDSCAPE ECOLOGY OF THE MAIN DOMINANT SPECIES OF VEGETATION COVER IN THE UKRAINIAN CARPATHIANS HIGH MOUNTAINS

Приведены результаты пофакторной ландшафтно-экологической ординации и координации важнейших эдификаторных видов. Определены особенности и соотношение дискретности и континуальности растительного покрова высокогорья Украинских Карпат. Обсужден вопрос его экотопической классификации.

Подлинно генетический подход к изучению растительного покрова кроме биотических факторов несомненно должен учитывать и экотопические, т. е. экологически значимые факторы абиотической среды. Не случайно этому вопросу все больше внимания уделяют как геоботаники, так и биогеографы и ландшафтоведы (Миркин, 1985). В последние годы даже оформилась отдельная наука — ландшафтная экология, или геоэкология (Крауклис, 1983), претендующая на «монополию» в исследовании связи биотических группировок с экотопами. Очевидно, именно такой экотопический, или ландшафтно-экологический, подход может помочь в определенной мере отразить динамические и географические закономерности растительного покрова природных ландшафтов, обеспечить рекомендуемый переход от геоботанической «флористики» к систематике растительных сообществ (Василевич, 1985), синтезировать на должном уровне некоторые рациональные положения организмизма и континуализма (Миркин, 1985).

К выводу о целесообразности такого подхода для объяснения причин дифференциации растительного покрова мы пришли, выполняя геоботанические исследования в древнеледниковых ландшафтах Украинских Карпат, где, видимо, благодаря экстремальным условиям среды широко распространены монодоминантные и отчетливо дискретные в пространстве растительные группировки. Несмотря на то что границы таких сообществ значительно модифицированы антропогенным воздействием, они заметно приурочены к контурам разнокачественных элементарных участков земной поверхности. О такой тесной причинной обусловленности растительности Карпат климатическими, эдафотопическими и ценотическими факторами ранее сделал вывод К. А. Малиновский (1980). Подобные воззрения принадлежат и А. А. Колаковскому (1951), изучившему растительный мир горной Абхазии.

Объекты и методика

Оценить значимость различных географических и экотопических факторов в процессе развития растительного покрова, влияние их на дифференциацию растительности мы попытались на примере высокогорных ландшафтов Украинских Карпат. Исследования проводились в 1974—1987 гг. Для этого в пределах опорного полигонтрансекта [1] прощадью 250 га было произведено крупномасштабное отраслевое картирование: составлены схематические планы местно-

[1] Полигонтрансект заложен в пределах высот 1200—1911 м над ур. м. на северном макросклоне Черногорского массива; охватывает верхнелесной, субальпийский и альпийский пояса растительности.

сти, современного растительного покрова, элементарных форм рельефа, литоосновы природно-территориальных комплексов, почв, геохимической ситуации, распространения геофизических процессов, снежного покрова.

Перечисленные материалы, на наш взгляд, достаточно полно представляют разнокачественность элементарных экотопов, так как в пределах конкретного мезоклимата характер литоосновы природных комплексов, их геохимическое положение, условия снежности и подверженность геофизическим процессам локально предопределяют специфику почвообразовательного процесса, микроклиматические условия.

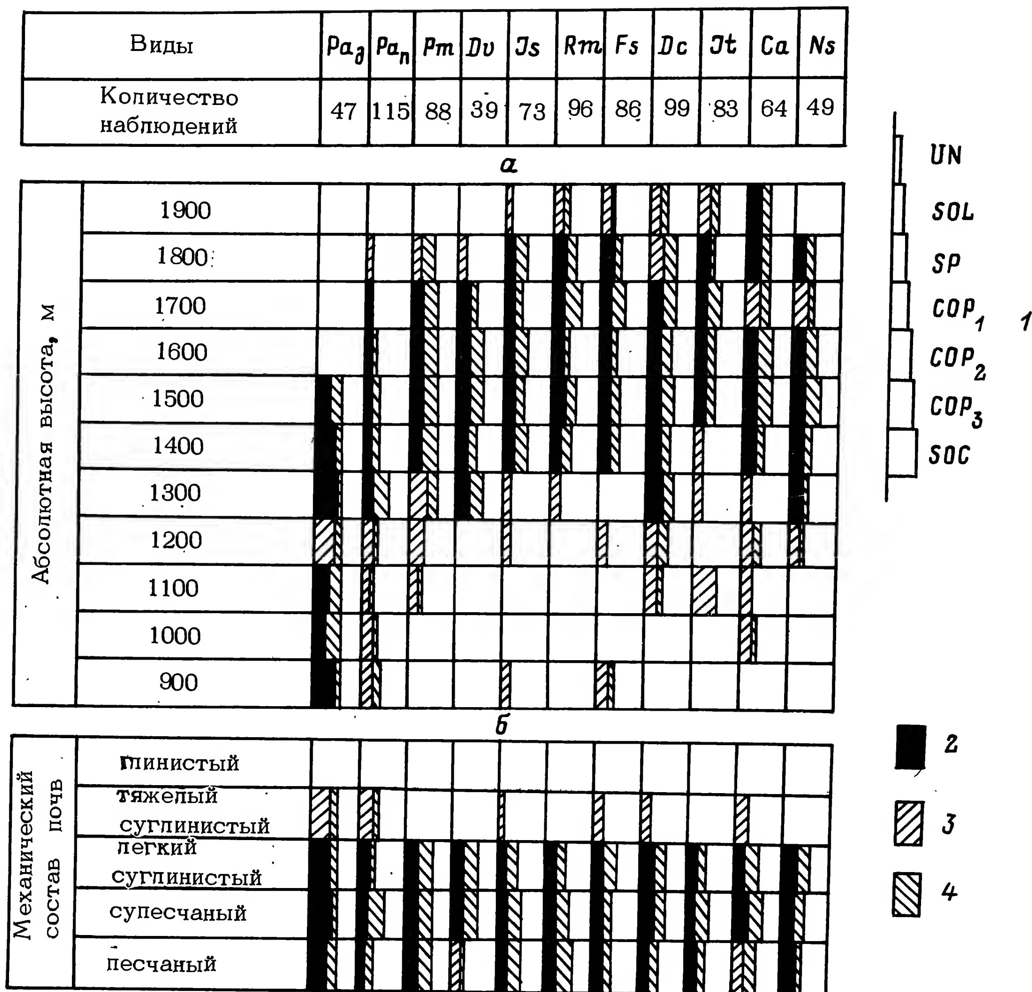
Поскольку процесс формирования климаксовых сообществ происходит в пределах длительного отрезка времени, в горах слагающие ландшафт элементарные комплексы (а следовательно, и экотопы) весьма разновозрастны и растительный покров обычно представлен различными сериальными группировками разных стадий природных и антропогенных сукцессий. Поэтому нами была предпринята попытка определить возраст элементарных форм рельефа, а следовательно, и экотопов. Для этого в течение 1976—1985 гг. проводились специальные палеогеографические исследования: изучен процесс деградации горного оледенения в районе исследований, датированы конечно-мореные образования, построена шкала динамики палеоклимата за последние 12 тыс. лет (Третяк, 1978; Стойко и др., 1982; Третяк, Кулешко, 1982а,б; Ковалюх и др., 1985).

Зная возраст отдельных конечных морен и хроногенетические особенности стратиграфии нивально-гляциальных аккумулятивных образований, пользуясь методом сингенетических и коррелятивных отложений (Чемеков и др., 1972), мы попытались датировать все поверхности приледниковых и ледниково-экзарационных склонов, прилегающих к датированным моренным отложениям и изученным нивально-аккумулятивным конусам выноса. Это позволило составить план хроногенетических типов рельефа, на котором мы представили как генезис и возраст морфоскульптур, так и более молодых форм, наложенных на морфоскульптуры.

Для более точной оценки экологического значения отдельных факторов в процессе природного гологенеза растительного покрова нами в пределах не только трансекта, но и более обширной территории проведен сбор массовой информации по описанию ландшафтных фаций и их растительного покрова. Такие матричные описания природных систем кроме традиционных геоботанических характеристик содержат сведения об экотопе (почвенные, гигротопические, хемотопические, литологические), и географических особенностях ландшафта (Третяк и др., 1986). Всего описано 218 участков.

Вышеперечисленные материалы, как матричные, так и картографические, наиболее полно представляют лишь наиболее распространенные эдафотопы горного ландшафта, главным образом транзитные поверхности склонов с супесчаными и легкосуглинистыми почвами. Указанная совокупность ландшафтно-геоботанических описаний (218) позволила инвентаризировать не более 50 % флоры упомянутых эдафотопов. Такой вывод позволили сделать специальные статистические исследования, а именно экспериментальное изучение зависимости полноты списка инвентаризированной флоры от количества наблюдений. Тем не менее количество наблюдений за доминантными видами достаточно высоко (рис. 1—3). На наш взгляд, такого количества наблюдений в совокупности с картографическими материалами вполне достаточно для выявления наиболее общих ландшафтно-экологических особенностей растительного покрова гор.

Материалы такой массовой ландшафтно-геоботанической съемки в дальнейшем были подвержены обработке при помощи ЭВМ ЕС-1045 (Третяк и др., 1986) по специально разработанным нами сервисным программам, в результате чего был выполнен прямой градиентный анализ в варианте R (Миркин, 1985) для



Виды	$Pa_д$	Pa_n	Pm	Dv	Js	Rm	Fs	Dc	Jt	Ca	Ns
Количество наблюдений	47	115	88	39	73	96	86	99	83	64	49

Рис. 1. Распространение доминантных видов в зависимости от высоты над уровнем моря (*а*) и механического состава почв (*б*).

Виды: $Pa_д$ — *Picea abies* (древостой), Pa_n — *Picea abies* (подрост), *Pm* — *Pinus mugo*, *Dv* — *Duschekia viridis*, *Js* — *Juniperus sibirica*, *Rm* — *Rhododendron myrtifolium*, *Fs* — *Festuca supina*, *Dc* — *Deschampsia cespitosa*, *Jt* — *Juncus trifidus*, *Ca* — *Calamagrostis arundinacea*, *Ns* — *Nardus stricta*. Горизонтальный масштаб диаграмм: *1* — обилие вида в сообществе, по шкале Друде; *2* — частота встречаемости более 10 % от общего количества наблюдений; *3* — частота встречаемости до 10 % от общего количества наблюдений; *4* — амплитуда от среднего до максимального значения обилия.

важнейших доминантных видов растительного покрова. Важнейшие результаты такого анализа представлены на рис. 1—3. На диаграммах показаны среднее и максимальное значения обилия особей вида в пределах каждого градиента, а также частота встречаемости в выборке. Кроме того, была произведена попытка координационного анализа распространения важнейших доминантных видов относительно наиболее консервативных эдафотопических факторов горного ландшафта (рис. 4). Для каждой клетки учитывалась как частота встречаемости, так и среднее значение обилия вида. В конечном итоге на координационной сетке выделялись экотопические ареалы наиболее виолентноспособных видов (с максимальными средними значениями обилия).

Главные факторы из совокупности учтенных, обеспечивающие отбор видов и формирование фитоценотических систем, определялись на основе материалов пофакторной ординации визуальным методом, ориентируясь по дисперсии

Виды	$Pa_д$	$Pa_п$	Pm	Dv	Js	Rm	Fs	Dc	Jt	Ca	Ns
Количество наблюдений	47	115	88	39	73	96	88	99	83	64	49

а

Геохимический тип эдафотопа
Et
TrEt
Tr
TrAc
AcEl
TrSAq
SAq
TrAq
Aq

б

Тип гигротопа
сухой
свежий
влажный
сырой
мокрый
болотный: проточный
болотный: застойный

Рис. 2. Распространение доминантных видов в зависимости от геохимического типа эдафотопа (*а*) и типа гигротопа (*б*).

Типы эдафотопов: *Et* — элютиальный (элювиальный), *TrEt* — транзитно-элютиальный, *Tr* — транзитный; *TrAc* — транзитно-аккумулятивный, *AcEl* — аккумулятивно-элювиальный, *TrSAq* — транссупераквальный, *TrAq* — трансаквальный, *Aq* — аквальный. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

результатов. Так, группирование результатов в узком интервале значений фактора принималось как свидетельство его существенности в данном диапазоне для отбора видов.

О характере континуальности горизонтальной структуры растительного покрова выводы делались на основе крупномасштабных картографических материалов, о которых мы уже упоминали. При этом во внимание принималась выраженность границ переходов между разными растительными группировками (Вальтер, 1968), наличие клинальных фитоценозов и т. д., т. е. учитывалась вариация как по причине экотопических условий, так и фитоценотических эффектов (Василевич, 1969).

В целом континуум растительного покрова Украинских Карпат нами расчленен в зависимости от высоты над уровнем моря и в меру роста континентальности климата (рис. 5). В основу положены материалы натурных геоботанических исследований, данные геоботанического и климатического районирования.

Вид	Pa_a	Pa_n	Pm	Dv	Js	Rm	Fs	Dc	Jt	Ca	Ns
Количество наблюдений	47	115	88	39	73	96	86	99	83	64	49

а

Высота снежного покрова, м: отсутствует; до 0.5; 0.5–1.5; 1.5–2.5; 2.5–3.5; 3.5–4.5; более 4.5

б

Возраст элементарной поверхности: голоцен — современный (до 200 л.н.); поздний (200–4500 л.н.); средний (4500–8500 л.н.); ранний (8500–10000 л.н.); древний (10000–14000 л.н.); вюрм; плиоцен; верхний миоцен

Рис. 3. Распространение доминантных видов в зависимости от высоты снежного покрова (*а*) и возраста элементарной поверхности (*б*).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Результаты исследований и обсуждение

В отличие от горных ландшафтов более континентального климата Северного и Восточного Кавказа (Орлов, 1951) в условиях гумидного климата Украинских Карпат экспозиционные контрасты в распределении доминантов растительного покрова менее выражены (рис. 5). Они проявляются лишь в пределах макроэкспозиций, особенно в верхнелесном и субальпийском поясах растительности. Из рис. 5 видно, что наиболее существенным дифференцирующим фактором в отношении растительного покрова в Украинских Карпатах следует признать климатический, заметно изменяющийся с высотой над уровнем моря и удалением в глубь континента.

В пределах верхнелесного пояса монодоминантных еловых лесов наблюдается заметная континуальность структуры растительного покрова. Это явление характерно и для смешаных елово-пихтово-буковых и чистых буковых лесов. Отдельные нарушения континуума обусловлены стихийными и антропогенными процессами.

Выше верхней границы леса, особенно в пределах субальпийского пояса, растительный покров весьма разнообразен. Сложную мозаику его образуют стланиковые кустарниковые и кустарничковые сообщества, а также травянистые

Механический состав почв		Песчаный	Супесчаный	Суглинистый легкий
Геохимический тип эдафотопа	Et			
	TrEt			
	Tr			
	TrAc			
	AcEL			
	TrSAq			

1 2 3 4 5 6 7 8 9

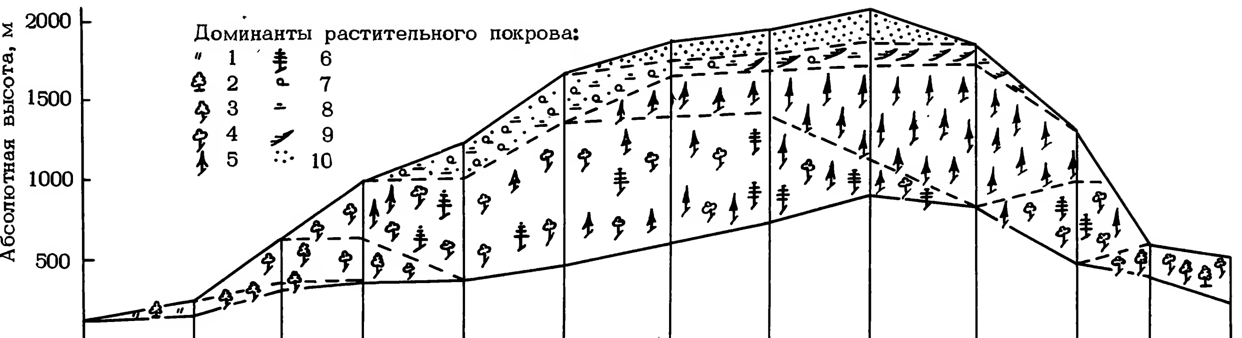
Рис. 4. **Экотопические ареалы максимальной виолентности важнейших доминантных видов.**

Виды: *1 — Pinus mugo, 2 — Deschampsia cespitosa, 3 — Juncus trifidus, 4 — Rhododendron myrtifolium, 5 — Juniperus sibirica, 6 — Duschekia viridis, 7 — Festuca supina, 8 — Calamagrostis arundinacea, 9 — Nardus stricta.*

фитоценозы, в которых довольно часто доминируют *Pinus mugo* Turra, *Duschekia viridis* (Chaix) Opiz; *Juniperus sibirica* Brugsd., *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschy, *Empetrum nigrum* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) Roth., *Nardus stricta* L., *Festuca supina* Schur.

Верхняя граница леса в значительной степени антропогенно модифицирована. Местами, где воздействие антропогенного фактора и стихийных явлений не наблюдается, она представлена клинальными переходами от лесных фитоценозов до стланиковых субальпийских. Они обычно распространены в пределах 1450—1600 м над ур. м. Детально этот вопрос изучен В. Г. Колищуком (1958).

В речных долинах, занятых переувлажненными флювиогляциальными отложениями, природная верхняя граница леса обычно значительно понижается и определяется высотным уровнем расположения морен, подпруживающих



Закарпатская равнина	Закарпатское предгорье	Закарпатское низкогорье	Низкогорье Бескид Предкарпатья	Полонинское среднегорье Закарпатья	Полонинское среднегорье–высокогорье Закарпатья	Среднегорье–высокогорье Раховского массива	Среднегорье–высокогорье Черногорского массива	Среднегорье приводораздельных Горган, Чивчин	Среднегорье внешних Горган, Покутья, Буковины	Низкогорье Горган, Покутья, Буковины	Прут–серетское предгорье

→ Направление роста континентальности климата

Годовые суммы осадков, мм

700	750	900	900	1300	>1400	1200–1400	1000–1400	1000–1200	800–1000	700–800	<700

Суммы активных температур за год, °C

2600–3000	2500–2800	2400–2600	1800–2200	1000–2200		600–1400	600–1400	600–1400	1400–1800	1800–2400	2400–2800

Рис. 5. Расчленение континуума растительного покрова Украинских Карпат в зависимости от высоты над уровнем моря и в меру роста континентальности климата.

Доминанты растительного покрова: *1* — степные виды, *2* — *Quercus robur*, *3* — *Q. petraea*, *4* — *Fagus sylvatica*, *5* — *Picea abies*, *6* — *Abies alba*, *7* — *Duschekia viridis*, *8* — *Juniperus sibirica*, *9* — *Pinus mugo*, *10* — альпийские виды.

1115

флювиогляциальные отложения. Так, в пределах нашего трансекта такая эдафотопическая граница леса опускается до высоты 1380 м над ур. м. В пределах вышерасположенной флювиогляциальной равнины обычно распространены или болотные фитоценозы на переувлажненных местах, или сырые стланики сосны горной *Pinus mugo*, а также антропогенные сырые луга. Такие природные фитоценозы субальпийских стлаников в пределах лесного пояса представляют явление реликтового характера, так как в прошлые более холодные и влажные периоды голоцена субальпийские горнососняки опускались гораздо ниже, а потом, при восходящем смещении поясов растительности в эдафотопических условиях переувлажненных флювиогляциальных отложений, горная сосна оказалась более виолентной, чем ель. Такой реликтовый участок монодоминантного горнососняка среди елового леса обнаружен в верховьях р. Быстрец на высоте всего 1100 м над ур. м.

Заметное снижение верхней границы леса обусловлено нередко деятельностью снежных лавин и других склоновых процессов.

Все вышеупомянутые доминанты растительного покрова высокогорья Украинских Карпат распространены в определенных интервалах абсолютной высоты (рис. 1, *а*). В интервале абсолютной высоты 1400—1600 м их ареалы перекрываются. До высоты 1400 м доминируют еловые леса и вторичные щучниковые и вейниковые луга. На высотах свыше 1800 м над ур. м. все увереннее доминируют в растительном покрове альпийско-субальпийские кустарнички (*Juniperus sibirica, Rhododendron myrtifolium*) и травянистые виды (*Juncus trifidus, Calamagrostis arundinacea*).

Сопоставление карты современного растительного покрова с геоморфологической картой и картой литоосновы природных комплексов показало, что тип морфогенетического процесса сам по себе не оказывает определяющего значения на растительный покров. Более значимы свойства подстилающих горных пород — механический состав поверхностного субстрата, предопределяющий механический состав почвы (рис. 1, *б*). Как видно из рис. 1, в условиях песчаных почв заметно ниже обилие (т. е. виолентная способность) таких видов, как *Duschekia viridis, Deschampsia cespitosa, Nardus stricta.*

Контуры почвенных разностей в целом совпадают с контурами растительности. Однако широкое распространение антропогенно преобразованных почвенных разностей в местах произрастания антропогенно производных растительных группировок свидетельствует об отсутствии сильного определяющего воздействия почв на характер растительности. Скорее почвы, как биокосные образования, при равных абиогенных условиях ощущают определяющее воздействие растительного покрова. Только в местах накопления избыточно перегнойных вторично-пасторальных почв именно почвенный фактор обусловливает устойчивое доминирование *Rumex alpinus* L.

Заметно видоизменяют характер растительности геохимические условия (рис. 2, *а*). Это особо заметно при переходе от трансаккумулятивных местоположений до супераквальных и аквальных. Адекватно им влияние гигротопических условий (рис. 2, *б*). Следует отметить также, что заметные видоотбирающие свойства этих факторов проявляются лишь в их крайних вариантах.

Существенно определяют характер растительности современные геофизические процессы: снежные лавины, мощные снежники, эрозия, анемокриогенные условия, которые детально показаны в наших работах (Стойко, Третяк, 1978; Третяк, 1980). Заметно проявляются крайние условия снежности (рис. 3, *а*).

Существенное влияние оказывает и фактор времени (рис. 3, *б*). Это особенно важно для молодых экотопов — современных, позднеголоценовых и среднеголоценовых. Более древние экотопы практически все заняты климаксовыми сообществами, поэтому разница в их возрасте не оказывает какого-либо существенного влияния на растительность (рис. 3, *б*).

Упомянутые факторы воздействуют на формирование растительности, как

правило, комплексно, и лишь в крайних вариантах проявления отдельных факторов сказывается их превалирующее воздействие. Поэтому, исследуя экотопические закономерности растительного покрова правомерно выделять некоторый ландшафтно-экологический (экотопический) интервал конкурентной конвергенции видов — своеобразную арену пика их конкурентной борьбы за экологические ниши. В его пределах экологические условия абиотической среды оптимальны для всех исследованных доминантов растительного покрова.

Анализ содержания диаграмм (рис. 1—3) позволяет описать параметры такого интервала применительно для растительного покрова древнеледниковых ландшафтов Украинских Карпат. Это транзитные части склонов позднеголоценового (200—4500 л. н.) возраста с среднемощным (1—2 м) снежным покровом в пределах абсолютных высот 1400—1700 м, сложенные твердыми и мягкими, плотными и рыхлыми песчаниками, гравелитами, конгломератами, на которых формируются супесчаные и легкосуглинистые почвы с умеренным грунтовым безнапорным увлажнением. Климаксовые сообщества, как правило, представлены здесь с доминированием *Picea abies, Pinus mugo, Duschekia viridis.* Причем *Picea abies* уступает экологические ниши на крутосклонах вышеупомянутым субальпийским стланикам. *Duschekia viridis* преимущественно доминирует в условиях мощного снежного покрова транзитных частей крутосклонов, влажных и сырых гигротопов, супесчаных и суглинистых почв. *Pinus mugo* приурочен к местам залегания среднемощного снежного покрова, к песчаным и супесчаным почвам, свежим и влажным гигротопам различных частей склонов.

Крайние варианты экологических условий образуют своеобразную видоотбирающую ландшафтно-экологическую периферию. Ее функциональная характеристика приведена в таблице. В пределах упомянутой периферии находят свой экологический оптимум и иные, менее распространенные в растительном покрове виды. Однако наиболее виолентно способными они проявляются лишь в узком диапазоне параметров некоторой совокупности геоэкологических факторов (рис. 4).

Так, *Juniperus sibirica* выступает в качестве автохтонного эдификатора лишь в условиях малоснежных слабоувлажненных элювиальных местоположений на песчаных, супесчаных и легкосуглинистых почвах, в пределах абсолютных высот 1400—1900 м. *Rhododendron myrtifolium* — на песчаном и супесчаном каменистом субстрате слабоувлажненных трансэлювиальных местоположений, в условиях среднемощного и мощного снежного покрова, в пределах абсолютных высот свыше 1700 м. В экологических условиях благоприятных и для *Juniperus sibirica*, как правило, *Rhododendron myrtifolium* уступает в конкурентной борьбе, однако патиентом не становится. Оба упомянутых вида в описанных экологических условиях обычно формируют климаксовые сообщества, поскольку иные виоленты здесь неконкурентоспособны.

В данных экотопах сообщества с доминированием *Empetrum nigrum*, видимо, представляют предклимаксовые стадии природного гологенеза. *Empetrum nigrum* обладают слабыми эдификаторными свойствами в пределах высот 1700—1800 м над ур. м. в условиях слабоувлажненных элювиально-транзитных частей склонов со среднемощным снежным покровом (1—2 м) на супесчаных почвах. Наиболее обильно он представлен на поверхностях позднеголоценового возраста.

Распространение травянистых фитоценозов в значительной мере обязано антропогенному фактору. Полученные результаты градиентного анализа позволяют считать, что только *Juncus trifidus* и *Festuca supina* являются эдификаторами климаксовых сообществ на абсолютных высотах свыше 1700 м в условиях мало- и среднемощного снежного покрова в свежих и влажных местообитаниях на супесчаных и суглинистых почвах. В пределах ранее описанного ландшафтно-экологического интервала конкурентной конвергенции видов указанные виды тоже проявляют доминантные свойства в сообществах промежуточных стадий природного гологенеза.

Видоотбирающие свойства факторов геоэкологической периферии

Геоэкологический фактор	Крайние варианты факторов	
Высота над уровнем моря, м	1000—1300 м над ур. м. 1. *Picea abies* — soc 2. *Deschampsia cespitosa* — cop_2	1900 м над ур. м. и выше 1. *Calamagrostis arundinacea* — cop_3 2. *Juncus trifidus* — cop_2
Механический состав почв	Песчаный на крупнокаменистом субстрате 1. *Rhododendron myrtifolium* — soc 2. *Pinus mugo* — soc	Тяжелосуглинистый 1. *Deschampsia cespitosa* — soc 1. *Calamagrostis arundinacea* — cop_2
Геохимический тип эдафотопа	Элютиальный (элювиальный) 1. *Pinus mugo* — soc 2. *Calamagrostis arundinacea* — cop_3 3. *Juniperus sibirica* — cop_3	Аккумулятивно-элювиальный супераквальный 1. *Pinus mugo* — soc 2. *Deschampsia cespitosa* — soc
Увлажнение	Слабое 1. *Pinus mugo* — soc 2. *Juncus trifidus* — cop_1	Обильное 1. *Pinus mugo* — soc 2. *Deschampsia cespitosa* — cop_3
Условия снежности	Малоснежные (до 0.5 м) 1. *Juncus trifidus* — cop_3 2. *Juniperus sibirica* — cop_3	Многоснежные (более 3 м) 1. *Deschampsia cespitosa* — soc 2. *Rhododendron myrtifolium* — cop_3
Возраст элементарной поверхности	Современный (до 200 лет) 1. *Deschampsia cespitosa* soc 2. *Nardus stricta* — soc 3. *Rhododendron myrtifolium* — cop_3 4. *Calamagrostis arundinacea* — cop_3	Раннеголоценовый и более древний 1. *Pinus mugo* — soc 2. *Juncus trifidus* — soc 3. *Rhododendron myrtifolium* — cop_3

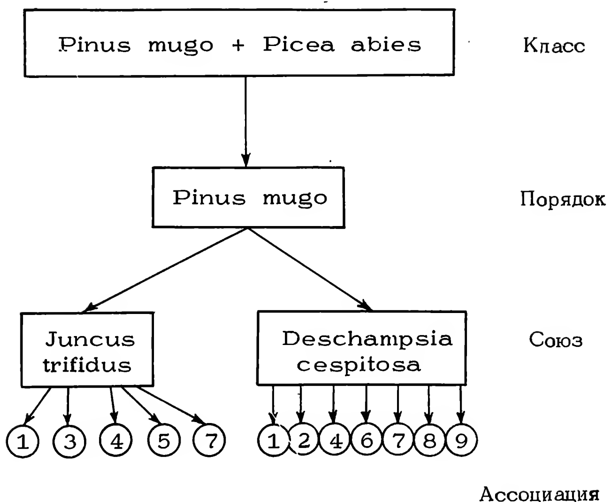
Фитоценозы с доминированием *Deschampsia cespitosa* распространены в границах широкой экологической амплитуды. Их присутствие главным образом обусловлено воздействием антропогенного фактора. Данные градиентной ординации позволяют считать климаксовыми сообщества природного гологенеза лишь щучники, распространенные в экотопах многоснежных ложбин в транзитных и транзитно-аккумулятивных частях склонов в местах залегания мягких песчаников и глинистых сланцев, в влажных местообитаниях суглинистых почв.

Подобно *Deschampsia cespitosa* доминируют в составе вторичных луговых фитоценозов *Calamagrostis arundinacea* и *Nardus stricta*. Эти виды способны энергично захватывать обнаженные глыбистые и крупнокаменистые субстраты, причем белоус более энергично захватывает участки, занятые мягкими песчаниками, на которых формируются суглинистые почвы, а вейник — твердыми песчаниками, на которых формируются супесчаные почвы. Вейник в отличие от белоуса способен длительное время удерживать занятые субстраты. На поверхностях позднеголоценового возраста он даже доминирует в сообществах, что, видимо, тоже обусловлено влиянием антропогенного фактора.

Ландшафтно-экологические закономерности доминантов растительного покрова несомненно представляют большой научный интерес для разработки подлинно генетической классификации растительного покрова на экотопической основе. Представленные в данной работе материалы позволяют построить некоторый граф генетических связей эдификаторов растительного покрова на ландшафтно-экотопической основе (рис. 6). На наш взгляд, в связи с многомерностью географического пространства и экотопов растительного покрова в дальнейшем

Рис. 6. Граф генетических связей эдификаторов растительного покрова высокогорья Украинских Карпат, построенный на ландшафтно-экотопической основе.

Обозначения те же, что и на рис. 4.



необходимо шире внедрять, в практику координационные методы и приемы исключающего скрининга, применяемые широко в кибернетике. На экотопической основе необходимо изучить и ценотическую стратегию видов.

Экотопические закономерности доминантов растительного покрова в пределах геоэкологической видоотбирающей периферии убедительно свидетельствуют об объективности некоторых детерминистских воззрений. Обширный интервал ландшафтноэкологической конкурентной конвергенции видов — облать торжества континуалистских воззрений. Относительность обеих парадигм, очевидно, может быть преодолена лишь на экотопологической или ландшафтно-экологической основе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вальтер Г. Растительность земного шара. Т. 1. М.: Прогресс, 1968. 551 с. — *Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с. — *Василевич В. И.* О методах классификации растительности // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 12. С. 1596—1604. — *Ковалюх Н. В., Петренко Л. В., Третяк П. Р.* Геохронология нивально-гляциальных отложений среднегорья Украинских Карпат // Бюл. комис. по изуч. четвертич. периода. 1985. № 54. С. 113—118. — *Колаковский А. А.* Закономерности экотопического размещения основных фитоландшафтов Абхазии в квартере // Тр. Сухум. ботан. сада. Вып. 6. 1951. С. 187—196. — *Коліщук В. Г.* Сучасна верхня межа лісу в Українських Карпатах. Київ: АН УРСР, 1958. 45 с. — *Крауклис А. А.* Международный симпозиум по ландшафтной экологии // География и природ. ресурсы. 1983. № 3. С. 134—138. — *Малиновський К. А.* Рослинність високогір'я Карпат. Київ: Наук. думка, 1980. 280 с. — *Миркин Б. М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с. — *Орлов А. Я.* Темнохвойные леса Северного Кавказа. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 256 с. — *Стойко С. М., Третяк П. Р.* Сучасні нівальні процеси у високогір'ї Чорногори та питання охорони гірських ландшафтів // Вісник АН УРСР. 1978. № 10. С. 81—88. — *Стойко С. М., Третяк П. А., Комаристый А. А.* и др. Новые данные о природной ритмике экосистем реки Прут (Украинские Карпаты) в позднем голоцене // Экология. 1982. № 1. С. 14—18. — *Третяк П. Р.* Лавинные очаги лесистых среднегорных ландшафтов и пути их локализации: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Л., 1980. 24 с. — *Третяк П. Р.* О роли снежников в высокогорных ландшафтах Украинских Карпат // Изв. ВГО. 1978. Т. 110, вып. 2. С. 142—149. — *Третяк П. Р., Кулешко М. П.* Деградация последнего оледенения в Украинских Карпатах // Докл. АН УССР. Сер. Б. 1982а. № 8. С. 25—30. — *Третяк П. Р., Кулешко М. П.* О деградации последнего оледенения в Украинских Карпатах // Изв. ВГО. 1982б. Т. 114, вып. 5. С. 432—436. — *Третяк П. Р., Сидорович Я. М., Сенчина Б. В.* Методические рекомендации по подготовке и вводу информации в ЭВМ для ландшафтно-геоботанических исследований. Львов, 1986. 32 с. — *Чемеков Ю. Ф., Ганешин Г. С., Соловьев В. В.* и др. Методическое руководство по геоморфологическим исследованиям. Л.: Недра, 1972. 384 с.

Львовский государственный университет.

Получено 30 XI 1988.

УДК 581.524 : 634.948 : 631.415

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 8

Л. Н. Ющенкова

КИСЛОТНОСТЬ ПОЧВЫ КАК ФАКТОР СИНЭКОЛОГИЧЕСКИХ АРЕАЛОВ ВИДОВ КУСТАРНИЧКОВ И ТРАВ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ

L. N. JUSHCHENKOVA. THE SOIL ACIDITY AS A FACTOR OF SYNECOLOGICAL RANGES OF THE HERB AND DWARF-SHRUB SPECIES IN SPRUCE FORESTS

Изучение травяно-кустарничкового яруса еловых лесов показало, что ассоциации различных групп ельников отличаются по кислотности почв друг от друга. Выявлена значительная внутриценозная пестрота этого фактора. Изучено отношение различных видов кустарничков и трав к кислотности почв, получены критические величины pH почв для различных видов и оптимальные значения этого фактора, обеспечивающие количественное обилие видов в сообществах еловых лесов. Полученные данные показали, что пространственное размещение эколого-ценотических групп видов достаточно отчетливо коррелирует с внутриценозной изменчивостью pH почвы. Таким образом, видовой состав и синузиальная структура нижних ярусов основных групп ассоциаций еловых лесов во многом определяются отношением различных видов к кислотности почв.

Известно, что основные группы ассоциаций еловых лесов различаются по кислотности верхних горизонтов почвы. Эти различия могут оказывать существенное влияние на состав и количественные соотношения видов кустарничков и трав как важных диагностических признаков различных ассоциаций еловых лесов. Виды эти часто объединяются в экологические группы растений нижних ярусов, сходные по экологии и индикаторным свойствам в отношении важнейших факторов почвенно-грунтовой среды (Корчагин, 1956; Ниценко, 1966; Лукичева, Сабуров, 1971; Федорчук, Дыренков, 1975). К числу таких факторов относятся: влажность, аэрация, содержание питательных веществ и кислотность почвы. Все они могут оказывать как непосредственное влияние на подбор состава и количественные соотношения между видами, так и косвенные воздействия путем изменения конкурентных взаимоотношений с елью и друг с другом (Сукачев, 1931; Карпов, 1969; Работнов, 1979).

К сожалению, до сих пор мало изучены как особенности экологии различных видов кустарничков и трав еловых лесов, так и диапазоны изменчивости факторов почвенной среды в границах синэкологических ареалов многих из них. В настоящей работе излагаются результаты изучения кислотности почвы в ассоциациях основных групп ассоциаций еловых лесов и в границах синэкологического ареала видов кустарничков и трав. При этом ставилась задача определить как критические величины pH почвы для различных видов, так и оптимальные значения этого фактора, обеспечивающие количественное обилие того или иного вида в ассоциациях этих лесов. Кислотность почвы рассматривается здесь как интегральный показатель других важнейших режимов почвенной среды. Известно, что в зависимости от кислотности почвы изменяется количество доступных для растений форм азота, фосфора, калия и других макроэлементов, а также способность их к усвоению питательных веществ почвы. Кроме того, при высокой кислотности происходит накопление токсических для растений веществ, например окислов алюминия, марганца, продуктов неполного распада органических веществ. Особенно сильно замедляются процессы нитрификации. Нитраты в кислых почвах содержатся в ничтожно малых количествах (Работнов, 1985). Таким образом, кислотность почвы является одной из важных характеристик экологических условий произрастания видов в сообществах (Ellenberg, 1956, 1977; Landolt, 1977). Однако сплошь и рядом не учитывается, что в границах одного сообщества pH почвы может сильно изменяться, что усиливает дифференциацию видов по экологическим нишам. Для оценки внутриценозной пестроты pH почвы и решения других задач были использованы материалы геоботанических описаний травяно-кустарничкового яруса основных ассоциаций ельников, относящихся к различным группам ассоциаций.

Исследования проводили в еловых лесах Центрально-лесного биосферного госзаповедника, расположенного в юго-западной части Валдайской возвышенности (Нелидовский р-н, Калининская обл.). Еловые леса заповедника еще сохранили климаксовую структуру, первичные экологические связи с факторами почвенно-грунтовой среды и представлены всеми группами ассоциаций коренных еловых лесов.

Для анализа было взято 10 пробных площадей в 10 ассоциациях. Площадь пробных площадей варьирует в пределах 0.25—0.5 га. Исследования проводили в следующих ассоциациях: ельник страусниковый или травяно-папоротниковый (травяно-болотная группа ассоциаций); ельник ильмово-пролесниковый и липово-ясменниковый (неморальная группа); ельник неморально-кисличный (неморально-кисличная группа); ельники кислично-щитовниковый, кисличный, чернично-кисличный, черничный (зеленомошная группа); сфагново-черничный, чернично-пушицево-сфагновый ельники (сфагновая группа ассоциаций). В каждом из 10 названных сообществ были заложены по 25 учетных площадок 50×50 см. Учетные площадки равномерно размещались в границах всей пробной площади. На каждой учетной площадке определяли видовой состав, проективное покрытие, брали образцы для определения pH почвы и концентрации азота в листьях растений.

Таким образом, были получены характеристики почв для всех групп ассоциаций еловых лесов и в наиболее типичных для каждой из них ассоциациях. Оказалось, что почвы в еловых лесах заповедника представлены следующими видами по степени кислотности: сильнокислые (pH ниже 4.5), кислые (pH 4.5—5.5), слабокислые (pH 5.5—6.5), близкие к нейтральным (pH 6.5 и выше). Данные табл. 1 показывают, что соотношение между этими видами почв в разных

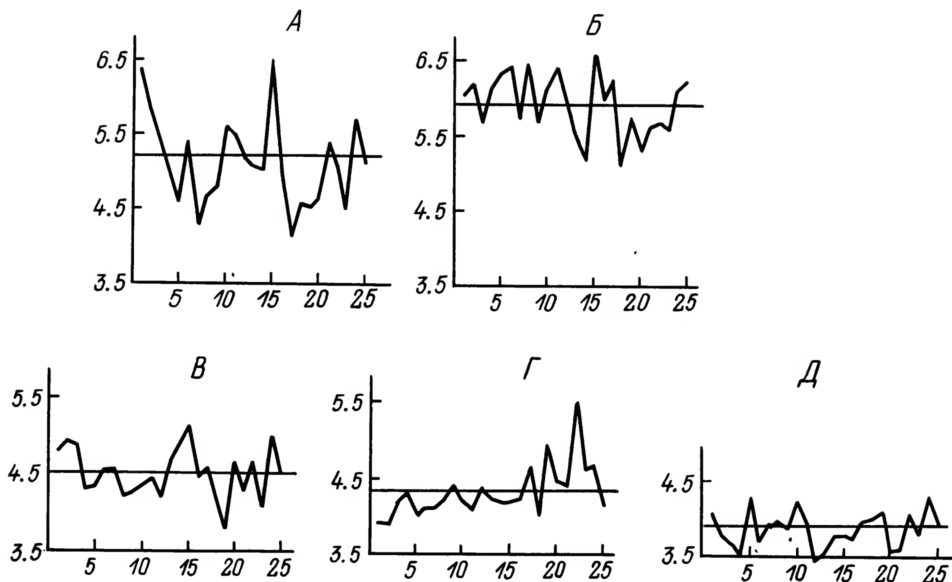
ТАБЛИЦА 1

Встречаемость почв различной кислотности в основных группах ассоциаций еловых лесов, %

pH почвы	Группы ассоциации				
	ельники неморальные	ельники травяно-болотные	ельники неморально-кисличные	ельники зелено-мошные	ельники сфагновые
Ниже 4.5	2.7	0	44.0	89.4	100.0
4.5—5.5	58.6	12.0	56.0	9.3	0
5.5—6.5	34.7	84.0	0	1.3	0
6.5 и выше	4.0	4.0	0	0	0

группах ассоциаций различно. В дополнение к табл. 1 на рисунке показаны диапазоны внутриценозной изменчивости pH почвы в некоторых ассоциациях этих групп.

Анализ данных позволяет заключить, что при высоких в среднем значениях pH в ассоциациях неморальной группы преобладают кислые и слабокислые почвы, встречаемость которых достигает 93.3 %. Сравнительно невелико участие сильнокислых и близких к нейтральной реакции почв. Для ассоциаций этой группы характерна высокая внутриценозная пространственная изменчивость pH почвы, диапазон колебаний которой составляет от 4.0 до 7.0. Достаточно высокое плодородие и умеренная кислотность почвы являются главными причинами высокой видовой насыщенности и развития сложной полидоминантной структуры нижних ярусов в ассоциациях неморальной группы. Безусловно, значительная пространственная изменчивость pH почвы усложняет синузиальную структуру этих ярусов, так как влияет на пространственное размещение ценопопуляций кустарничков и трав. В составе обильно представлены многие виды неморальных трав, синузиальные группировки которых, по нашим наблюдениям, приурочены к участкам почв с пониженной кислотностью (*Asperula odorata, Pulmonaria obscura* и др.). Эти виды здесь ассоциируются с многими видами таежного



Диапазон изменчивости pH почвы в ассоциациях различных групп ельников.

А — липово-ясменниковый, *Б* — страусниковый или травяно-папоротниковый, *В* — неморально-кисличный, *Г* — чернично-кисличный, *Д* — чернично-пушицево-сфагновый. По оси абсцисс — номер учетной площади, по оси ординат — pH почвы. *Горизонтальная черта* — средняя величина pH почвы.

флористического комплекса, менее чувствительными к изменениям pH почвы. Пространственное размещение эколого-ценотических групп неморальных и таежных видов достаточно отчетливо коррелирует с внутриценозной изменчивостью pH почвы, хотя они часто ассоциируют друг с другом из-за меньшей чувствительности бореальных кустарничков и трав к этому фактору (растут при более широком диапазоне pH). Влияние внутриценозной пестроты pH почвы на распределение видов дополняется и осложняется другими факторами, определяющими дифференциацию их по экологическим нишам (освещенность, особенности нанорельефа, неравномерность распределения деревьев и подлеска по площади).

Интересно то, что почвы ассоциаций травяно-болотной группы имеют крайне близкие характеристики кислотности с почвами неморальной группы ассоциаций еловых лесов. Почвы этой группы характеризуются более высокими средними показателями pH при сравнительно небольшой внутриценозной изменчивости (pH 5.5—6.5). Особенно высока здесь встречаемость слабокислых почв (табл. 1). Значительно снижается участие кислых почв (всего 12 %). Для ассоциаций этой группы характерны две эколого-ценотические группы видов, крайне сходных по реакциям на кислотность и обеспеченность почв доступными формами азота. Первая группа представлена видами проточного увлажнения: *Impatiens noli-tangere, Geum rivale, Cirsium oleraceum, Matteuccia struthiopteris, Aconitum septentrionale, Filipendula denudata* и др. В состав второй группы входят типичные неморальные виды: *Mercurialis perennis, Stellaria nemorum, Asarum europaeum, Hepatica nobilis* и др. Эти две индикаторные группы видов ассоциируются здесь со многими другими видами, произрастающими в широком интервале pH почв, но требовательными к содержанию питательных веществ в почве. Что касается причин более высоких значений pH почв в ассоциациях травяно-болотной группы, то они заключаются главным образом в переувлажненности почв проточными водами, с которыми постоянно поступают карбонаты кальция, магния и другие питательные вещества с соседних повышенных территорий (Орлов и др., 1974).

Ассоциации неморально-кисличных еловых лесов имеют более низкие величины pH почвы по сравнению с сообществами неморальной и травяно-болотной групп ассоциаций. Здесь доминируют кислые почвы при значительной встречаемости сильнокислых (табл. 1). Однако и для этой группы ассоциаций характерна внутриценозная изменчивость pH почвы (pH 3.5—5.2). Если диапазоны изменчивости этого фактора укладываются в границы тех значений, которые обеспечивают в составе высокое обилие ацидофильных видов кустарничков и трав, то в пятнах с повышенными значениями pH единично могут встречаться неморальные виды с пониженной чувствительностью к кислотности почв (*Lamiastrum galeobdolon, Stellaria holostea, Festuca altissima, Milium effusum*).

Ассоциации зеленомошной группы отличаются высокой встречаемостью сильнокислых почв — до 89 %, при сравнительно небольшом участии кислых и слабокислых почв. Низкие величины pH почвы исключают из состава нижних ярусов виды неморальных трав, и травяно-кустарничковый ярус представлен ацидофильными видами сугубо таежной экологии. Распределение этих видов определяется главным образом особенностями нанорельефа и тесно связанными с ними условиями увлажненности, аэрации, содержанием питательных веществ в почвах, а также конкурентным влиянием деревьев ели. Заметно уменьшается пространственная изменчивость pH почвы, хотя на фоне довольно небольших колебаний прослеживаются редкие значительные повышения и понижения кислотности почв.

Особенно низки величины pH почвы в ассоциациях сфагновой группы, в которых все почвы сильнокислые (табл. 1). При этом выявляется внутриценозная изменчивость кислотности почв, которая, однако, не выходит за пределы сильнокислых почв. В условиях режимов почвенной среды сфагновых ельников может существовать небольшое число видов олиготрофной экологии, приспособленных к сильной переувлажненности, недостаточной аэрации и низким концентрациям питательных веществ в торфянистых почвах. Именно в ассоциациях этой группы может проявляться отрицательное влияние высокой кислотности почв из-за накопления токсических веществ.

Таким образом, ассоциации различных групп еловых лесов отличаются друг от друга по кислотности почв и внутриценозной изменчивости этого фактора.

Для выявления степени зависимости распределения видов травяно-кустарничкового яруса от внутриценозной изменчивости кислотности почвы проведена статистическая обработка данных, полученных при определении pH почвы в образцах, взятых на учетных площадках, где одновременно определялось проективное покрытие видов (в каждой ассоциации 25 учетных площадок). Были вычислены ранговый коэффициент корреляции между pH почвы и проективным покрытием видов, характеризующий силу связи (ϱ), достоверность этой связи (t). Кроме того, для установления корреляции между pH почвы и встречаемостью видов была определена достоверность разницы средних арифметических величин pH почвы при отсутствии видов на учетных площадках и присутствии их (t_d). В табл. 2 представлены данные для 5 ассоциаций, относящихся к различным группам ассоциаций.

Значения коэффициента ранговой корреляции (Василевич, 1969) говорят о наличии хотя и слабой, но достоверной зависимости распределения видов кустарничков и трав от кислотности почвы. Это в основном доминанты сообществ еловых лесов. Достоверность связи этих показателей во многих случаях выше 1.96, при уровне значимости 0.05. Данные табл. 2 показывают, что эта зависимость особенно выражена в ельнике липово-ясменниковом, в котором выявлена самая высокая внутриценозная изменчивость pH почвы. Причем, как правило, эта связь отчетливее проявляется между встречаемостью видов и кислотностью почвы.

В ельнике липово-ясменниковом достоверная корреляционная связь с кислотностью почвы выявлена у таких видов, как сныть, медуница, зеленчук,

ТАБЛИЦА 2

Зависимость распределения видов травяно-кустарничкового яруса и их проективного покрытия от кислотности почвы

Вид	Ельник липово-ясменниковый			Ельник страусниковый			Ельник неморально-кисличный			Ельник чернично-кисличный			Ельник чернично-пушицево-сфагновый		
	ϱ	t	t_d	ϱ	t	t_d	ϱ	t	t_d	ϱ	t	t_d	ϱ	t	t_d
Eryophorum vaginatum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.174	0.85	1
Vaccinium myrtillus	0.181	0.8	—	—	—	—	0.08	0.38	2.10	0.260	1.25	0.50	—0.376	1.94	2.38
Trientalis europaea	0.127	0.67	0.85	0.286	1.43	—	0.295	1.48	1.58	0.076	0.45	1.58	—	—	—
Maianthemum bifolium	—0.241	1.19	1.75	0.286	1.43	—	—0.239	1.19	2.13	—0.088	0.42	2.90	—	—	—
Oxalis acetosella	—0.454	2.44	2.16	—0.135	0.64	3.20	0.032	0.15	0	0.427	2.25	3.10	—	—	—
Luzula pilosa	—0.590	3.50	4.50	—	—	—	—0.323	1.63	1.27	—0.070	0.34	—	—	—	—
Dryopteris dilatata	—0.245	1.21	2.92	—0.014	0.05	0	—0.03	0.14	0	—0.260	1.29	—	—	—	—
Festuca altissima	0.257	1.28	1.5	—	—	—	0.003	0.01	0	—	—	—	—	—	—
Lamiastrum galeobdolon	0.342	1.74	1.91	0.012	0.06	1.88	0.010	0.48	1.55	—	—	—	—	—	—
Asperula odorata	0.253	1.25	1.20	—	—	—	0.090	0.43	0.65	—	—	—	—	—	—
Milium effusum	0.298	1.45	1.65	0.269	1.34	1.57	0.300	1.45	1.81	—	—	—	—	—	—
Pulmonaria obscura	0.642	4.00	3.13	0.109	0.53	0.47	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Aegopodium podagraria	0.187	0.91	1.94	0.179	0.87	1.03	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Mercurialis perennis	—	—	—	0.141	0.70	1.56	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Equisetum sylvaticum	—	—	—	—0.533	3.00	4.05	0.167	0.81	2.29	0.015	0.07	1.80	—	—	—
Athyrium filix-femina	—0.385	2.00	1.61	—0.214	1.05	0.7	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Matteuccia struthiopteris	—	—	—	0.06	0.29	1.58									
Aconitum septentrionale	—	—	—	0.378	1.96	1.79									
Vaccinium vitis-idaea	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.310	1.62	0.68	0.366	1.89	3.47

П р и м е ч а н и е. ϱ — коэффициент ранговой корреляции для объединенных баллов, t — достоверность корреляционной связи, t_d — достоверность разницы средних арифметических.

Таблица 3

Диапазоны встречаемости и оптимальные величины pH почвы для видов трав и кустарничков основных классификационных групп еловых лесов

Классификационные группы ассоциаций, виды	Кислотность почв			
	сильнокислые	кислые	слабокислые	нейтральные
	3.0 3.5 4.0 4.5	5.0 5.5	6.0 6.5	7.0
Сфагновая группа				
Eryophorum vaginatum				
Carex globularis				
Chamaedaphne calyculata				
Зеленомошная группа				
Vaccinium myrtillus				
V. vitis-idaea				
Linnaea borealis				
Trientalis europaea				
Maianthemum bifolium				
Goodyera repens				
Oxalis acetosella				
Luzula pilosa				
Dryopteris dilatata				
Gymnocarpium dryopteris				
Thelypteris Phegopteris				
Неморальная группа				
Stellaria holostea				
Festuca altissima				
Lamiastrum galeobdolon				
Asperula odorata				
Milium effusum				
Pulmonaria obscura				
Hepatica nobilis				
Asarum europaeum				
Stellaria nemorum				
Aegopodium podagraria				
Mercurialis perennis				
Травяно-болотная группа				
Impatiens noli-tangere				
Equisetum sylvaticum				
Filipendula denudata				
Geum rivale				
Campanula latifolia				
Athyrium filix-femina				
Cirsium oleraceum				
Matteuccia struthiopteris				
Angelica sylvestris				
Aconitum septentrionale				
Urtica dioica				

Примечание. Тонкие линии – границы встречаемости вида, утолщенные – диапазон высокого обилия вида.

щитовник широкий, кочедыжник, ожика, кислица, причем неморальные виды имеют положительную корреляцию, бореальные — отрицательную. В ельнике страусниковом установлена корреляция с pH почвы у аконита, кислицы, хвоща лесного; в неморально-кисличном ельнике — у хвоща, майника; в ельнике чернично-кисличном — у кислицы, майника; в ельнике чернично-пушицево-

сфагновом — у черники и брусники. Знак корреляционной связи может меняться. Так, у кислицы в ельниках липово-ясменниковом и страусниковом связь отрицательная, а в ельнике чернично-кисличном — со знаком «+». Эти данные хорошо согласуются с табл. 3.

Была предпринята попытка определить отношение различных видов кустарничков и трав к pH почвы и таким образом оценить значение этого фактора в развитии ассоциаций с устойчивыми диагностическими признаками видового состава и строения нижних ярусов. Влияние кислотности почвы на виды растений нижних ярусов сложнейшим образом переплетается с другими факторами почвенно-грунтовой среды и конкурентными взаимоотношениями между елью и различными видами кустарничков, трав. Установлено, однако, что многие виды произрастают на почвах с различной степенью кислотности, но обильно встречаются лишь в определенных интервалах pH почвы. Для оценки этого фактора была построена таблица-диаграмма синэкологических ареалов видов, в основу которой были положены многочисленные определения pH почвы, встречаемости и проективного покрытия различных видов на учетных площадках (табл. 3).

Для выявления степени приуроченности видов травяно-кустарничкового яруса еловых лесов заповедника к той или иной кислотности почв были использованы данные, полученные при описании и определении pH почвы в 10 вышеназванных ассоциациях на 250 учетных площадках (табл. 3).

Эта таблица показывает как интервалы наиболее оптимального значения кислотности почвы для различных видов, так и те критические величины pH почвы, при которых они выпадают из состава сообщества. В список включено сравнительно небольшое число видов, количественные соотношения между которыми часто используются как диагностические признаки той или иной классификационной группы ассоциаций еловых лесов.

Наиболее узкие синэкологические ареалы имеют кустарнички и травы сфагновой группы ассоциаций. Диапазоны изменчивости pH почвы в границах их ареалов составляют всего 3.5—4.0, что позволяет рассматривать эту группу видов как наиболее ацидофильную.

Все виды кустарничков и трав зеленомошной группы имеют широкие синэкологические ареалы и произрастают в значительном диапазоне pH почвы. Однако в пределах этой группы выделяются по крайней мере две подгруппы видов, заметно различающихся по встречаемости в определенных интервалах pH почвы. В состав первой подгруппы входят виды с высоким количественным обилием в интервалах pH почвы 4.0—4.5 (*Linnaea borealis, Trientalis europaea, Maianthemum bifolium*) и другие виды ацидофильных кустарничков и трав. Черника может доминировать и при более низких значениях pH почвы. Все эти виды являются индикаторами сильнокислых почв и диагностически важными признаками ассоциаций подгруппы ельников черничных. Другая группа таежных видов отличается повышенным количественным обилием в интервале более высоких величин pH почвы (4.5—5.0). К числу таких видов относятся *Oxalis acetosella, Luzula pilosa, Dryopteris dilatata, Gymnocarpium dryopteris* и некоторые др. Повышенное участие этих видов в составе травяно-кустарничкового яруса характерно для ассоциаций, развивающихся на кислых, достаточно плодородных почвах. Эти ассоциации описываются и классифицируются как ельники кисличные, чернично-кисличные и папоротниково-кисличные.

Диагностически важные виды неморальной группы ассоциаций, как правило, имеют суженные синэкологические ареалы и более дифференцированы в отношении реакций на изменение pH почвы. Среди них четко выделяется группа видов с более широким синэкологическим ареалом при высокой встречаемости в различных интервалах кислых почв (*Stellaria holostea, Festuca altissima, Lamiastrum galeobdolon, Asperula odorata* и др.). Эти виды более приспособлены к совместному сосуществованию с елью на кислых почвах и являются одним из

важнейших диагностических признаков ассоциаций неморально-кисличной переходной группы еловых лесов.

Однако для ассоциаций неморальной группы более характерны виды, обильно произрастающие в различных интервалах слабокислых почв — pH 5.5—6.5 (например, *Pulmonaria obscura, Hepatica nobilis, Asarum europaeum* и др.) и на почвах, близких к нейтральным — pH 6.5 и выше (*Stellaria nemorum, Mercurialis perennis, Aegopodium podagraria* и др.). По соотношению этих групп видов выделяются ассоциации неморальной группы ассоциаций, которые связаны друг с другом плавными переходами.

За сравнительно небольшим исключением (*Equisetum sylvaticum*), виды травяно-болотной группы ассоциаций менее дифференцированы по отношению к кислотности почвы и обильно встречаются лишь в интервалах высоких значений pH почвы (pH 6.0 и выше). К числу таких видов относятся *Filipendula denudata, Geum rivale, Cirsium oleraceum, Matteuccia struthiopteris* и др. Эти виды являются гигромезофитами, произрастающими на увлажненных почвах с умеренной кислотностью и с высокой обеспеченностью доступными формами минерального питания.

Возвращаясь к табл. 2, по-видимому, можно сказать, что изменение знака корреляционной связи на противоположный свидетельствует о том, что данный вид на исследуемой территории находит себе оптимальный диапазон кислотности почвы. Знак корреляции может указывать на отношение видов к pH (является ли вид ацидофилом, предпочитает ли почвы с нейтральной или близкой к ней реакцией).

Таким образом, все диагностически важные виды еловых лесов более или менее четко дифференцированы по отношению к кислотности почвы. Однако следует учитывать, что многие виды кустарничков и трав еловых лесов, во-первых, обладают экологической индивидуальностью реакций на изменение pH почвы, во-вторых, распределение видов и количественное обилие их в ассоциациях тех или иных классификационных групп обусловливаются и другими факторами. Эти факторы могут определять как интервалы оптимальных значений pH почвы для данного вида, так и критические значения, при которых тот или иной вид выпадает из состава сообществ. Эти критические уровни pH почвы особенно отчетливо проявляются в ассоциациях зеленомошной и сфагновой групп ассоциаций. Например, в полевых опытах с известкованием почв и увеличением pH до величин, близких к нейтральным, было установлено, что многие виды неморальных трав устойчиво произрастают в ассоциациях, развивающихся на кислых почвах (Патриевская, 1983; Ющенкова, 1983). Можно также считать установленным, что крайне кислые почвы ассоциаций сфагновой группы исключают из состава многие виды таежных трав, произрастающих в широком диапазоне изменений pH почвы. В составе ассоциаций этой группы встречаются лишь крайне ацидофильные виды, приспособленные к существованию с елью при крайне кислой реакции торфянистых почв, для которых характерна избыточная переувлажненность, недостаточная аэрация и малое количество доступных питательных веществ.

Таким образом, исследования подтверждают, что видовой состав и синузиальная структура нижних ярусов основных групп еловых лесов во многом определяются отношением различных видов к кислотности почв. Безусловно, кислотность почвы взаимодействует с другими важными факторами, определяющими распределение видов по типам сообществ и внутриценозным экологическим нишам. Установлена зависимость, например, между низкими значениями pH почвы и возможностями поглощения из почвы питательных веществ (особенно аммонийных и нитратных форм азота) различными видами травяно-кустарничкового яруса еловых лесов. Таежные кустарнички и травы лучше приспособлены к поглощению питательных веществ на кислых почвах, чем неморальные и, видимо, травяно-болотные виды (Ellenberg, 1968; Работнов, 1979). К этому

нужно добавить, что реакция видов на pH почвы может изменяться в зависимости от влияния деревьев и других более конкурентоспособных кустарничков и трав еловых лесов (Карпов, 1969). Все эти взаимосвязи между кислотностью почв и другими факторами организации сообществ изучены еще недостаточно. Во всяком случае, прежде чем изучать эти взаимосвязи, следует иметь четкое представление о степени кислотности и внутриценозной изменчивости pH почв в различных типах сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 231 с. — *Карпов В. Г.* Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 336 с. — *Корчагин А. А.* Еловые леса Западного Притиманья в бассейне р. Мезенской Пижмы (их строение и возобновление) // Учен. зап. ЛГУ. 1956. № 213. Сер. геогр. наук. Вып. 11. С. 111—239. — *Лукичева А. Н., Сабуров Д. Н.* Выделение растительных ассоциаций с учетом ландшафтных показателей // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971. С. 52—79. — *Ниценко А. А.* О критериях выделения растительных ассоциаций // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 8. С. 1085—1098. — *Орлов А. Я., Кошельков С. П., Осипов В. В., Соколов А. А.* Типы лесных биогеоценозов южной тайги. М.: Наука, 1974. 232 с. — *Патриевская Г. Ф.* Эксперименты с бореальными и неморальными видами в ельнике сфагново-черничном // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. С. 225—231. — *Работнов Т. А.* Актуальные вопросы экологии растений // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНИТИ, 1979. Т. 3. С. 5—70. — *Работнов Т. А.* Экология луговых трав. М.: Изд-во МГУ, 1985. 176 с. — *Сукачев В. Н.* Руководство к исследованию типов лесов. М.: Сельколхозгиз, 1931. 328 с. — *Федорчук В. Н., Дыренков С. А.* Выделение и распознавание типов леса. Метод. указ. Л.: ЛенНИИЛХ, 1975. 55 с. — *Ющенкова Л. Н.* Эксперименты с неморальными и бореальными видами трав в многовидовых сообществах // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. С. 232—238. — *Ellenberg H.* Aufgaben und Methoden der Vegetationskünde // Einführung in die Phytologie Walter, Bd 4. Grundl. Vegetationskünde. Stuttgart, 1956. Tl 1. S. 1—136. — *Ellenberg H.* Wege der Geobotanik zum Verständnis der Pflanzendecke // Naturwissenschaften. 1968. Bd 55, N 10. S. 463—470. — *Ellenberg H.* Stickstoff als Standortsfactor insbesondere für mitteleuropäische Pflanzengesellschaften // Oecol. Plant. 1977. Bd 12, N 1. S. 1—22. — *Landolt E.* Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröff. Geobot. Inst. Rübcl. 1977. Hf 69. 208 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 XI 1989.

УДК 581.543 : 581.526.533(235.51)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 8

Н. М. Деева

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ ГОРНЫХ ТУНДР И ПОДГОЛЬЦОВЫХ ОЛЬХОВНИКОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ПЛАТО ПУТОРАНА

N. M. DEYEVA. SEASONAL DEVELOPMENT OF MOUNTAIN TUNDRAS AND SUBGOLTSY ALDER-SHRUB FORESTS OF THE NORTH-WESTERN PART OF THE PUTORANA PLATEAU

Проанализированы материалы по сезонному развитию горных тундр и подгольцовых ольховников северо-западной части плато Путорана. Показано, что наиболее быстрыми темпами сезонного развития характеризуются горно-тундровые сообщества, расположенные на вершине плато. Выявлены определенные различия в ритмологической структуре исследуемых сообществ. В горных тундрах по сравнению с подгольцовыми ольховниками отмечено увеличение доли зимне-летнезеленых растений, сопровождаемое уменьшением доли вечнозеленых. Во всех сообществах преобладают растения, цветущие в середине лета. В горных тундрах доля весенних растений выше, чем в подгольцовых ольховниках, и позднелетних — ниже.

На фоне многочисленных работ по сезонному развитию растительных сообществ разных природных зон особенно заметна меньшая изученность в данном отношении равнинных и особенно горных районов Крайнего Севера. И. Н. Елагин (1982) отмечает, что фенологическими исследованиями почти не

затронуты горные системы севера Сибири. До сих пор нет работ о ходе сезонных явлений в горах севера Якутии, Эвенкии, Таймыра. В отношении фенологической изученности плато Путорана также представляет почти «белое пятно». Характеристика фенологических сезонов года в центральной части плато Путорана представлена О. Н. Мироненко (1975). Некоторые данные о ходе сезонных явлений в растительных сообществах северо-западной части плато Путорана отражены в работах Н. М. Деевой (1982), Н. М. Деевой и Н. А. Сазановой (1982).

Данная работа является частью комплексных исследований, проведенных сотрудниками Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в северо-западной части плато Путорана в районе озер Лама и Капчук.

Плато Путорана расположено на северо-западе Среднесибирского плоскогорья, является самой высокой его частью, средняя высота — 900—1100 м над ур. м., максимальная — 1701 м (Белорусова, 1986). Северная часть плато Путорана относится к среднесибирской подобласти Сибирской обл. Субарктического климатического пояса (Алисов, 1956). Краткая характеристика природных условий северо-запада плато Путорана представлена в работе Б. Н. Норина и П. И. Швеца (1986). Здесь отметим лишь, что среднегодовая температура воздуха по данным ряда близлежащих к району исследования метеостанций составляет минус 9.3—10.2 °С (Справочник. . ., 1967). Период с положительными среднесуточными температурами — 108—125 дней.

Фенологические наблюдения проводили по методике И. Н. Бейдеман (1974) с интервалом в 2—4 дня с 1978 по 1981 г., наиболее детальные исследования были осуществлены в 1981 г. Наблюдениями были охвачены растительные сообщества, расположенные в разных высотных поясах: в лесном (северотаежном), находящемся на высотах от 50—60 м над ур. м. (уровень воды в озерах Лама и Капчук) до 450—500 м на склонах южной экспозиции и до 200—250 м на склонах северной экспозиции; в подгольцовом поясе, верхняя граница которого проходит на высотах 500—600 м на северных склонах и 600—650 м на южных; в гольцовом поясе с верхней границей 1000—1050 м над ур. м. Диагностику фенофаз проводили по общепринятым методикам (Бейдеман, 1954; Елагин, Лобанов, 1979, и др.).

Наряду с фенологическими вели и микроклиматические наблюдения. Определяли следующие параметры: направление и сила ветра (чашечными анемометрами), относительная влажность воздуха (психрометрами Ассмана), температура воздуха на высоте 2 м, температура поверхности напочвенного покрова (срочными метеорологическими, максимальными и минимальными термометрами), температуры почвы на глубинах 5, 10, 15 и 20 см (термометрами Савинова). Микроклиматическими наблюдениями были охвачены все микрогруппировки подгольцового ольховника. В горных тундрах наблюдения проводили в нескольких точках: пятно голого грунта и наноложбина пятнистой тундры с лишайниково-моховым покровом, осоковая тундра.

Подробная характеристика растительности подгольцового пояса представлена Деевой (1986), растительности гольцового пояса — И. В. Чернядьевой (1986). Здесь представим лишь краткую характеристику растительности данных поясов.

В подгольцовом поясе господствуют кустарниковые заросли из *Alnus fruticosa*, хорошо выраженные на северных склонах, на южных же полоса ольховников нередко прерывается участками каменистых россыпей. Наиболее распространенными являются кустарничковые и ерниковые ольховники, наименее значительные площади занимают травяные ольховники. В ольховых зарослях нередко встречаются отдельные деревья *Larix gmelinii* высотой 4—10 м, находящиеся на расстоянии около 50 м друг от друга. Иногда растительный покров подгольцового пояса представляет собой комплекс ольховников, ерников и горно-тундровых группировок.

В качестве объекта изучения нами был выбран ерниково-голубично-моховый ольховник, расположенный на южном склоне в 32—34 ° на высоте около 500 м над ур. м. Здесь отчетливо выделяются три микрогруппировки: ольховник, ерниковая и кустарничково-разнотравная.

Микрогруппировка Alnus fruticosa. Сомкнутость кустарникового яруса 0.7—0.8, высота 1.5—3 м. Единично встречаются *Ribes triste, Betula nana, Juniperus sibirica.* Травяно-кустарничковый ярус высотой до 25 см разрежен (15—20 %), фрагментарен. Наиболее заметное участие в сложении яруса принимают *Vaccinium uliginosum* (sp.), *Rubus arcticus* (sp). Кроме этих видов встречены *Arnica iljinii, Campanula rotundifolia* subsp. *langsdorffiana, Carex umbrosa* subsp. *sabynensis, Pachypleurum alpinum, Potentilla stipularis, Pyrola rotundifolia, Solidago dahurica, Stellaria ciliatosepala, Vaccinium vitis-idaea.* Лишайниково-моховой ярус развит слабо, фрагментарен (10 %). В небольшом обилии встречаются *Dicranum brevifolium, D. spadiceum, Drepanocladus uncinatus, Hylocomium splendens, Polytrichastrum alpinum* и другие виды. Среди лишайников отмечены: *Cladina stellaris, C. rangiferina, Cetraria cucullata.*

Микрогруппировка Betula nana. Сомкнутость крон березки 0.7, высота — до 70 см. Единично встречаются те же виды кустарников, что и в ольховой микрогруппировке. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса — 40 %, высота — 15 см. Доминирует *Vaccinium uliginosum* (cop_1). В сложении яруса принимают участие *Arnica iljinii, Atragene sibirica, Carex ericetorum* subsp. *melanocarpa, Dryas octopetala, Ledum palustre, Polygonum bistorta* subsp. *ellipticum, Potentilla stipularis, Saxifraga bronchialis* subsp. *spinulosa, Senecio resedifolius, Festuca altaica, Pedicularis amoena* и другие виды растений. Лишайниково-моховой ярус фрагментарен (20 %). Наиболее заметно участие *Dicranum congestum* (10 %) и *Pleurozium schreberi* (10 %). Кроме этих видов встречены *Ceratodon purpureus, Dicranum bergeri, Drepanocladus uncinatus, Polytrichum strictum, Rhytidium rugosum.*

Микрогруппировка кустарничково-разнотравная. Растительный покров микрогруппировки несплошной, площадь отдельных выходов камней составляет около 10 %. Над травяно-кустарничковым ярусом возвышаются отдельные кусты *Betula nana, Rosa acicularis, Salix saxatilis.* В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 50 %, высота 15—20 см) господствует *Vaccinium uliginosum* (cop_1), довольно заметно участие *Dryas octopetala, Rubus arcticus, Carex ericetorum* subsp. *melanocarpa.* В сложении яруса принимают участие *Arabis petraea* subsp. *umbrosa, Arctagrostis latifolia, Aster alpinus, Erigeron eriocephalus, Hierochloë alpina, Minuartia arctica, M. rubella, Thymus reverdattoanus.* В мохово-лишайниковом ярусе (покрытие 30 %, высота 1—3 см) доминирует *Dicranum congestum* (20 %). Другие виды мхов малочисленны. Среди лишайников наиболее заметно участие *Cladina stellaris, Cetraria islandica.* Встречаются также *Cladina arbuscula, C. rangiferina, Cladonia chlorophaea, C. cornuta, Stereocaulon alpinum.*

В гольцовом поясе были выбраны наиболее распространенные сообщества горных тундр, расположенные на горизонтальной поверхности плато на высоте около 1000 м над ур. м.: куртинная дриадовая, пятнистая дриадовая, кассиопово-дриадовая и осоковая тундры.

В куртинной дриадовой тундре на сухих щебнистых малоснежных участках растительность занимает 25—30 %. Куртины округлой формы (от 10 до 100 см в диам.), расстояние между ними 10—150 см. Встречены куртины дриадовые, лишайниково-дриадовые, кассиопово-дриадовые, осоково-дриадовые и др. Кроме *Dryas octopetala* были отмечены *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica, Novosieversia glacialis, Cassiope tetragona, Saxifraga bronchialis* subsp. *spinulosa, Cetraria islandica, C. nivalis, C. cucullata, Cladina arbuscula, C. rangiferina, C. stellaris, Thamnolia vermicularis, Alectoria ochroleuca* и др.

Пятнистая дриадовая тундра занимает мелкощебнистые несколько более заснеженные участки, пятна почти голого грунта составляют 25—30 % площади, диаметр их — 20—100 см. В основном они лишены растительности, встречаются единичные экземпляры *Minuartia arctica, Salix polaris, Parrya nudicaulis.* В кустарничковом ярусе пятнистой тундры доминирует *Dryas octopetala.* Довольно активны здесь *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica, Novosieversia glacialis.* Встречены также *Luzula confusa, Polygonum bistorta* subsp. *ellipticum, Saxifraga bronchialis* subsp. *spinulosa, Lagotis glauca* subsp. *minor, Myosotis suaveolens* subsp. *asiatica, Oxyria digyna* и другие виды. Среди лишайников наиболее представительны *Cetraria islandica, Cladina arbuscula.* Роль мхов незначительна, наиболее часто встречаются *Racomitrium canescens, Ptilidium ciliare.*

Кассиопово-дриадовая тундра занимает участок с достаточно мощным снежным покровом. Доминанты травяно-кустарничкового яруса — *Dryas octopetala* и *Cassiope tetragona.* В основном здесь произрастают те же виды, что и в пятнистой дриадовой тундре, но в другом количественном соотношении.

Осоковая тундра развивается в условиях застойного увлажнения. Травяный ярус (высотой до 30 см) образуют *Carex aquatilis* subsp. *stans, C. saxatilis* subsp. *laxa, Eriophorum medium, E. scheuchzeri, Salix reptans.* В состав яруса входят также *Pedicularis sudetica* subsp. *albolabiata, Caltha arctica, Rumex arcticus.* Маломощный моховой покров слагают *Aulacomnium palustre, Calliergon sarmentosum, Dicranum angustum, Drepanocladus uncinatus, D. revolvens* и другие виды.

Сезонное развитие подгольцовых ольховников

Благодаря благоприятному положению ерниково-голубично-мохового ольховника (довольно крутой склон южной экспозиции) почвы начинают интенсивно оттаивать почти сразу же после схода снега. Такое его положение обеспечивает дополнительный приток радиации по сравнению с горизонтальной поверхностью. Исследованиями А. И. Земцовой (1975) показано, что в летнее время на плато Путорана южные склоны крутизной 20° выигрывают по сравнению с горизонтальной поверхностью от 5 до 25 % суточных норм радиационного баланса. В это же время на северных склонах такой же крутизны радиационный баланс на 15—30 % ниже, чем на горизонтальной поверхности.

Исследование микроклимата ерниково-голубично-мохового ольховника выявило, что наименее благоприятный термический режим — в ольховой микрогруппировке. Здесь температура приземного слоя на 0.1—2.5 °C ниже, чем в других.

На протяжении периода вегетации разница среднесуточных температур поверхности напочвенного покрова разных микрогруппировок составляет 1—3 °C, иногда достигая 8—10 °C. Наиболее резкие различия выявляются при сопоставлении максимальных температур поверхности покрова, в наиболее жаркие дни они достигают 15—20 °C. Изучение термического режима почв проводилось до глубины 20 см. Основная масса корней растений подгольцовых ольховников северо-запада плато Путорана находится в верхнем слое почвы 0—5 см — 66.0—70.3 % (в зависимости от микрогруппировки), в слое 5—15 см — 14.9—16.7 %, в слое 15—25 см — 9.9—11.3 %, в слое 25—35 см — лишь 3.8—4.1 %, в слое почвы 35—45 см — 1.1—1.9 % (Деева, Норин, 1987). Анализ данных среднесуточных температур почвы на разных глубинах показывает, что наиболее теплые почвы — в кустарничково-разнотравной микрогруппировке, немного холоднее почвы ерниковой микрогруппировки и самые холодные — в ольховой (рис. 1). Почвы кустарничково-разнотравной группировки даже на глубине 20 см бóльшую часть периода вегетации теплее почв ерниковой группировки на глубине 5 см (в основном на 1—3°) и почв

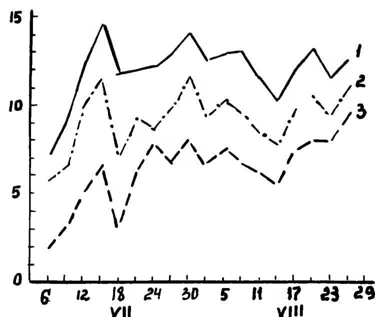


Рис. 1. Среднесуточные температуры почвы на глубине 5 см в микрогруппировках подгольцового ерниково-голубично-мохового ольховника, 1981 г.

Микрогруппировки: *1* — кустарничково-разнотравная, *2* — ерниковая, *3* — ольховая. По оси абсцисс — календарные даты, по оси ординат — температура, °С.

ольховой группировки на той же глубине (на 3—6°). Переход среднесуточных температур почвы через +5 °С на глубине 5 см происходит обычно в последней декаде июня, в начале июля отмечается довольно резкое повышение температуры почв, самые высокие среднесуточные температуры почв — в июле, но и в августе температура почв держится на довольно высоком уровне, в кустарничково-разнотравной группировке на глубине 5 см среднесуточная температура почв составляет 8.5—18.5 °С, в ерниковой — 5—13 °С, в ольховой — 4—11 °С. Переход температуры почвы через +10 °С происходит обычно в первых числах июля. В кустарничково-разнотравной группировке среднесуточная температура почвы на глубине 5 см в пределах +10 °С и выше в довольно теплые годы держится почти на протяжении всего июля и августа. В ерниковой группировке срок перехода через +10 °С наступает на несколько дней позже, значительно снижается и количество дней с температурой почвы выше +10 °С. В ольховой группировке в годы с холодным летом почвы на глубине 5 см не достигают данной температуры, в годы с теплым летом количество дней с данной температурой не превышает 15—20 дней. В кустарничково-разнотравной группировке с увеличением глубины количество дней со среднесуточной температурой 10 °С и больше резко уменьшается, хотя в годы с жарким летом температура почвы и на глубине 20 см держится на данном уровне 35—40 дней.

Растения исследуемого ольховника приступают к вегетации в конце мая—начале июня. По данным ряда ближайших метеостанций, переход среднесуточных температур воздуха через 0 °С отмечается 27 V—6 VI. Следует отметить, что не существует единого подхода в том, что считать за начало вегетации. Одни исследователи применяют термические критерии, другие базируются на визуальных признаках самих растений. Для летнезеленых деревьев, кустарников и кустарничков начало вегетации определялось нами по началу набухания почек, для летнезеленых травянистых — по распусканию почек возобновления. Для вечнозеленых кустарничков и зимне-летнезеленых растений начало вегетации определялось по времени схода снежного покрова. В бесснежных местообитаниях начало вегетации следует определять временем перехода среднесуточных температур воздуха через 0 °С, когда в дневные часы устанавливаются положительные температуры. Выбор этого критерия объясняется тем, что еще до набухания почек и появления новых надземных органов из почек возобновления перезимовавший листовой аппарат растений данных групп приступает к усвоению CO_2 при низких, околонулевых температурах, достигая наибольшей интенсивности фотосинтеза при температурах 10—15 °С (Герасименко, 1973, 1974; Tieszen, 1973, и др.).

В качестве основных показателей сезонного развития растительных сообществ были выбраны следующие: сроки начала и конца вегетации, сроки появления первых цветущих, плодоносящих и обсеменяющихся растений, сроки достижения максимумов цветения, плодоношения и обсеменения, общая продолжительность этих фаз.

Самым раноцветущим растением подгольцового ольховника является *Alnus fruticosa*, начинающий пылить обычно в середине—конце второй декады июня, до и в начальный период распускания листьев, в период перехода среднесуточной температуры через +5 °С. По данным ближайших метеостанций, данный температурный рубеж приходится на 12—16 VI. Пыление ольхи длится около

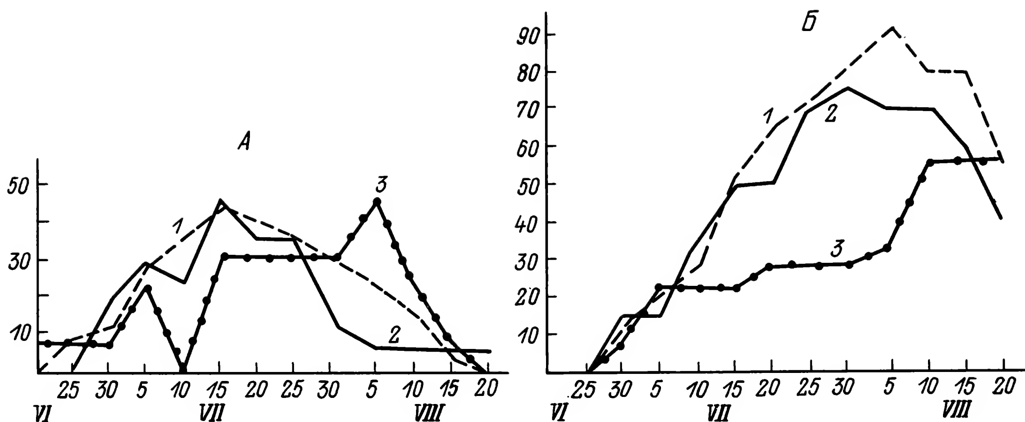


Рис. 2. Кривые цветения (*А*) и плодоношения (*Б*) растений подгольцового ерниково-голубично-мохового ольховника, 1981 г.

Микрогруппировки: *1* — кустарничково-разнотравная, *2* — ерниковая, *3* — ольховая. По оси абсцисс — календарные даты, по оси ординат — процент видов в фазе цветения и плодоношения.

10 дней. В период ее цветения еще возможны заморозки, снегопады. На фоне дальнейшего повышения температуры вслед за ольхой зацветают виды родов *Salix, Betula nana, Hierochloë alpina.* В первых числах июля число цветущих видов растений заметно возрастает. В это время зацветают *Saxifraga nivalis, Arabis petraea* subsp. *umbrosa, Draba pilosa.* Вслед за ними к цветению приступают следующие виды: *Rosa acicularis, Dryas octopetala, Vaccinium uliginosum, Pachypleurum alpinum, Potentilla stipularis.* Некоторые растения, цветущие в это время, имеют ярко окрашенные цветки и создают красочный аспект в кустарничково-разнотравной микрогруппировке. В 1981 г. максимальное количество видов в фазе цветения в кустарничково-разнотравной и ерниковой группировках отмечено 15 VII, в ольховой группировке — 5 VIII (рис. 2). К середине июля зацветают *Ledum palustre, Pedicularis lapponica, Atragene sibirica, Saxifraga bronchialis* subsp. *spinulosa, Rubus arcticus, Vaccinium vitis-idaea.* В это время термические условия наиболее благоприятные за период вегетации. Среднесуточные температуры воздуха в некоторые дни достигают 20—22 °С, а в дневные часы воздух может прогреваться до 30 °С. Температура поверхности растительного покрова в это время достигает 45—50 °С и более, а минимальные температуры поверхности обычно не ниже 7—10 °С. Во второй половине июля количество цветущих видов растений уменьшается, за исключением ольховой группировки, где до 25 июля количество цветущих видов растений держится на одном уровне. Максимум цветения в ерниковой группировке достигается через 17 дней после появления первого цветущего растения, в кустарничково-разнотравной — через 22 дня, в ольховой — через 48 дней. Общий период цветения растений в подгольцовом ольховнике — 63 дня.

Максимальное количество видов в фазе плодоношения в ерниковой микрогруппировке в 1981 г. отмечено 30 VII, кустарничково-разнотравной — 5 VIII, в ольховой — 10 VIII (рис. 2). Сезонный пик плодоношения в первых двух микрогруппировках достигается через 15—20 дней после достижения сезонного пика цветения, в ольховой — всего через 5 дней.

В подгольцовом ольховнике первые обсеменяющиеся растения появляются в первых числах июля. Наиболее рано в фазу обсеменения вступают виды рода *Salix.* Несколько позже начинают обсеменяться *Dryas octopetala, Hierochloë alpina, Minuartia rubella, Saxifraga nivalis.* В первой декаде августа в данную фазу вступают *Arnica iljinii, Potentilla stipularis.* Чаще всего в середине августа появляются первые зрелые ягоды голубики. В начале третьей декады августа

отмечается появление зрелых семян у *Aster alpinus, Thymus reverdattoanus.* Разные микрогруппировки ольховника различаются и по количеству видов с вызревшими плодами и семенами. Наибольшая доля таких видов — в кустарничково-разнотравной группировке, наименьшая — в ольховой. Анализ фенологических данных выявил разновременность наступления основных фаз сезонного развития одних и тех же видов, произрастающих в разных группировках ольховника. Наиболее раннее наступление фенологических фаз характерно для растений кустарничково-разнотравной группировки, наиболее позднее — ольховой группировки.

Анализ ритмологической структуры исследуемых сообществ проведен на основании соотношения групп растений с разной ритмикой листового аппарата и соотношения групп растений с разными темпами прохождения ряда основных фаз генеративного цикла.

В подгольцовом ерниково-голубично-моховом ольховнике преобладают летнезеленые растения, на долю которых приходится 61.7 %. Доля зимнелетнезеленых составляет 26.5 %, наименее представительна группа вечнозеленых растений — 11.8 %.

На основании сопоставления сроков зацветания в районе исследования выделены 4 группы, растения каждой из этих групп зацветают в тот или иной фитофенологический подсезон. Оказалось, что в подгольцовом ольховнике преобладают растения, цветущие в среднелетний подсезон (среднелетние растения), на их долю приходится 44.1 % от общего видового состава. Довольно заметно участие и позднелетних растений (29.4 %). Раннелетние растения составляют всего 17.7 %, в основном это ветроопыляемые растения, цветущие до облиствения или в начальный период этой фазы. В ерниково-голубично-моховом ольховнике, как и во многих других сообществах подгольцового пояса, доля энтомофильных растений выше, чем в сообществах выше- и нижерасположенных поясов. Основная часть энтомофильных растений цветет в середине лета, в период наиболее активного лета и наиболее интенсивного посещения цветков антофильными насекомыми. Энтомофильными растениями, цветущими в весенний период, являются представители рода *Salix*, а также *Oxytropis nigrescens*. В раннелетний подсезон цветут *Pedicularis dasiantha, P. oederi*. В среднелетний — *Oxytropis adamsiana, Pedicularis verticillata*, в позднелетний — *Saussurea parviflora*. По сравнению с подгольцовым ольховником в лесах и редколесьях северотаежного пояса доля энтомофильных растений значительно ниже. В лиственничных редколесьях преобладают раннелетние растения, в лиственничных лесах в равной мере представлены как ранне-, так и среднелетние растения.

В подгольцовом ольховнике преобладают виды растений со средней продолжительностью фазы цветения (50 % от видового состава ольховника). Доля длительноцветущих растений здесь более чем в 2 раза выше по сравнению с лиственничными лесами. В лиственничных редколесьях длительноцветущие растения вовсе отсутствуют. В подгольцовом ольховнике по сравнению с лесными ценозами существенно возрастает доля растений с быстрым созреванием семян и плодов. В лесных сообществах быстросозревающие растения единичны, преобладают растения с длительным периодом созревания семян.

Сезонное развитие горно-тундровых сообществ

В связи с поздним сходом снега на вершине плато Путорана (в последних числах июня) растения горно-тундровых сообществ по сравнению с другими исследуемыми сообществами приступают к вегетации почти на месяц позже. По данным Норина и Швеца (1986), за период вегетации максимальные различия среднесуточных температур воздуха на высоте 5 см в лиственничных лесах и кустарничковых тундрах на вершине плато достигают 6—8 °С, в отдельные же дни не превышают долей градуса. Абсолютные максимальные температуры

поверхности мохового покрова кустарничковых тундр составляют 45—47 °С. В основном же среднесуточные температуры поверхности напочвенного покрова держатся на уровне 10—20 °С в июле и 5—12 °С в августе. Между осоковой и кустарничковыми тундрами разница максимальных температур поверхности покрова за период вегетации колеблется от долей градуса до 12—18 °С. Данные о среднесуточной температуре почвы представлены на рис. 3.

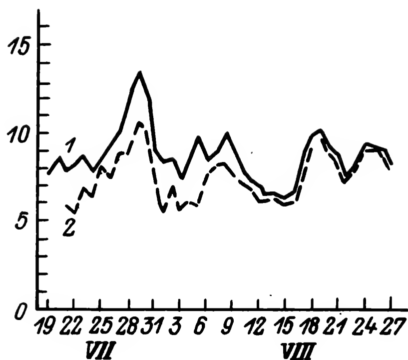


Рис. 3. Среднесуточные температуры почвы на глубине 5 см в горно-тундровых сообществах, 1981 г.

1 — пятнистая дриадовая тундра, *2* — осоковая тундра. По оси абсцисс — календарные даты, по оси ординат — температура, °С.

Проведем краткое сопоставление термического режима подгольцового ольховника и горно-тундровых сообществ. Различия среднесуточной температуры приземного слоя воздуха между пятнистой дриадовой тундрой и кустарничково-разнотравной микрогруппировкой ольховника составляют от долей градуса до 3—4 °С в июле, в конце августа эти различия возрастают. Несколько более высокий уровень различий отмечен для среднесуточной температуры поверхности напочвенного покрова. Наибольшие же различия выявляются при сопоставлении максимальных температур поверхности покрова, в основном они составляют 5—10 °С, в отдельные же дни приближаются к 15—20 °С. Почвы кустарничково-разнотравной микрогруппировки подгольцового ольховника теплее почв пятнистой тундры. Различия среднесуточных температур почвы на глубине 5 см бо́льшую часть вегетационного периода держатся на уровне 3—4 °С, почвы же ольховой микрогруппировки подгольцового ольховника холоднее таковых в пятнистой тундре. Термический режим почв на глубине 5 см в ольховой микрогруппировке подгольцового ольховника сходен с таковым в осоковой тундре.

Поздний сход снега на вершине плато приводит к тому, что начало вегетации растений происходит здесь при более высоких температурах воздуха и почвы. Ассимиляция исследуемых горно-тундровых растений, у которых перезимовывает часть или вся годичная продукция листьев, начинается сразу после схода снега. У ряда осок и злаков рост перезимовавших листьев или их частей завершается в первой половине периода вегетации, новые листья появляются и отрастают с весны до осени. Трогаются в рост и летнезеленые виды растений. Набухают почки летнезеленых кустарничков, наиболее поздно начинают набухать почки у вечнозеленых кустарничков. Благоприятный термический режим в период возобновления вегетации и высокая степень сформированности генеративных почек обеспечивают быстрое протекание префлорального периода у многих видов растений. Высокая степень сформированности вегетативных и генеративных почек тундровых растений является одной из основных адаптаций к короткому периоду вегетации. Имеется ряд как зарубежных (Sörensen, 1941; Hodgson, 1966), так и отечественных работ (Гаврилюк, 1961, 1966; Вихирева-Василькова, 1962; Деева, 1980), в которых приводятся сведения о высокой степени дифференциации генеративных почек в предзимнем состоянии. Изучение многих растений Западного Таймыра позволило выделить 4 группы растений по степени сформированности цветков (Деева, 1980). Растения первой группы характеризуются наибольшей степенью сформированности цветков, у растений четвертой группы флоральное развитие к концу периода вегетации только-только начинается. Растения второй и третьей групп занимают промежуточное положение. В исследуемых нами горно-тундровых сообществах преобладают растения первой и второй групп. Представители первой группы — *Salix polaris, S. reptans, Nardosmia gmelinii, N. glacialis, Caltha arctica, Parrya nudicaulis,*

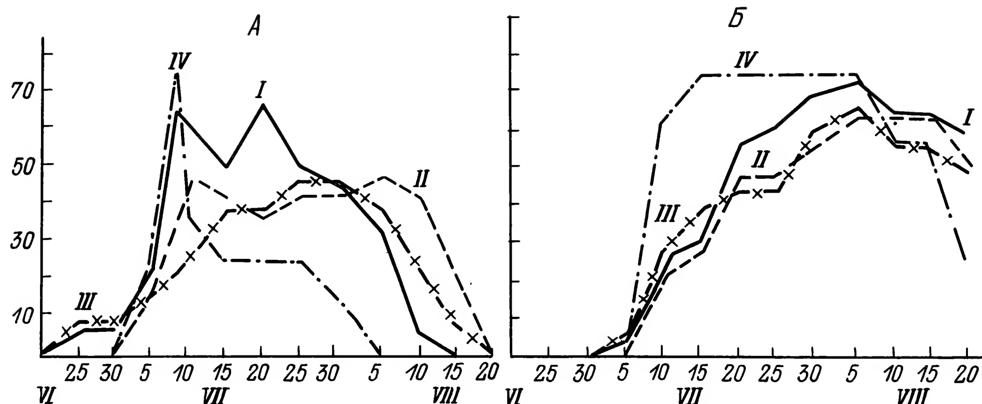


Рис. 4. Кривые цветения (*А*) и плодоношения (*Б*) растений горно-тундровых сообществ, 1981 г. *I* — куртинная дриадовая тундра, *II* — пятнистая дриадовая тундра, *III* — кассиопово-дриадовая тундра, *IV* — осоковая тундра. По оси абсцисс — календарные даты, по оси ординат — процент видов в фазе цветения и плодоношения.

Eritrichium villosum и другие виды. Вторая группа объединяет *Dryas octopetala, Polygonum bistorta* subsp. *ellipticum, Minuartia arctica, M. rubella, Tofieldia coccinea, Pedicularis sudetica* subsp. *albolabiata.* Представители третьей и четвертой групп единичны (*Saussurea tilesii, Senecio resedifolius* и др.). Отмеченные особенности обеспечивают высокие темпы зацветания растений в горно-тундровых сообществах. В кустарничковых тундрах очень рано, в годы с теплыми веснами всего через несколько дней после схода снега, появляются первые цветущие экземпляры *Novosieversia glacialis*. Чуть позже зацветают *Nardosmia gmelinii, N. glacialis.* Через несколько дней приступают к цветению *Salix polaris, Luzula confusa, L. nivalis, Eritrichium villosum, Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica.* Улучшение термического режима в период завершения раннелетнего подсезона приводит к возрастанию количества цветущих видов растений. В это время цветут доминанты кустарничковых тундр *Dryas octopetala* и *Cassiope tetragona*, а также *Polygonum bistorta* subsp. *ellipticum, Minuartia arctica, M. macrocarpa, M. rubella, Saxifraga bronchialis* subsp. *spinulosa.* Наиболее поздноцветущими видами растений являются *Stellaria ciliatosepala, Saussurea tilesii.* Среди кустарничковых тундр наиболее раннее достижение максимума цветения отмечено в куртинной дриадовой тундре 8 VII (по данным 1981 г.), через 18 дней после появления первых цветущих экземпляров растений (рис. 4). К середине июля отмечается небольшой спад количества видов в фазе цветения, второй пик приходится на 20 VII. К середине августа цветение растений в куртинной дриадовой тундре завершается. В пятнистой дриадовой тундре, где снег сходит на несколько дней позже, сезонный пик цветения отмечен 10 VII, в дальнейшем на протяжении почти месяца количество видов в фазе цветения держится на одном уровне. Наиболее позднее достижение максимума цветения — 25 VII — выявлено в кассиопово-дриадовой тундре, где из всех исследуемых кустарничковых тундр глубина снежного покрова наибольшая. От момента появления первых цветущих растений до максимума цветения здесь проходит немногим более месяца. Наиболее же быстрые темпы зацветания растений отмечены в осоковой тундре, о чем свидетельствует очень крутой подъем кривой цветения (рис. 4). В осоковой тундре снег сходит на 4—5 дней позже, чем в кассиопово-дриадовой тундре. Тем не менее максимальное количество видов в фазе цветения отмечено здесь уже 8 VII, всего через несколько дней после появления первых цветущих растений. В конце первой декады июля в фазе цветения находятся пушицы, *Caltha arctica, Salix reptans, Carex aquatilis* subsp. *stans.* Во второй декаде июля зацветают *Rumex arcticus, Pedicularis sudetica* subsp. *albolabiata.* Уже в первых числах августа цветение растений в осоковой

тундре завершается. В период сезонного пика цветения в осоковой тундре цветет около 80 % от общего видового состава сообщества, в куртинной дриадовой — около 70 %, в пятнистой дриадовой и кассиопово-дриадовой, как и в подгольцовом ольховнике, около 50 %. Исследуемые сообщества различаются и по длительности периода цветения. Если в куртинной дриадовой и кассиопово-дриадовой тундрах растения в фазе цветения можно встретить на протяжении почти 2 месяцев, то в осоковой тундре все растения успевают отцвести за 1 месяц. Сопоставление темпов цветения исследуемых сообществ подгольцового и гольцового поясов выявило, что зацветание растений в куртинной дриадовой и особенно осоковой тундрах происходит более быстрыми темпами по сравнению с подгольцовым ольховником. Кривые цветения пятнистой дриадовой и кассиопово-дриадовой тундр в большей степени сходны с таковыми гольцового ольховника.

Первые растения с завязавшимися плодами появляются в сообществах на вершине плато во второй декаде июля. Отмечается сходство кривых плодоношения кустарничковых тундр, максимальное количество видов в фазе плодоношения достигается во всех этих сообществах одновременно — 5 VIII (по данным 1981 г.) (рис. 4). В это время в данной фазе пребывает 65—67 % от общего видового состава. Наиболее же быстрыми темпами завязываются плоды у растений осоковой тундры, максимум плодоношения приходится здесь на 15 VII. Всего 7 дней отделяют сезонный пик плодоношения от сезонного пика цветения. Заметных различий в характере плодоношения растений кустарничковых тундр и подгольцового ольховника не отмечается, в осоковой же тундре переход растений в данную фазу осуществляется более интенсивно.

В кустарничковых тундрах наиболее рано вызревают плоды у *Salix polaris, Minuartia arctica, M. rubella, Dryas octopetala*, в осоковой тундре — у *Pedicularis sudetica* subsp. *albolabiata, Salix polaris.*

Анализ ритмологической структуры горно-тундровых сообществ выявил резкое доминирование в осоковой тундре растений, зацветающих в весенний сезон (50 %), на долю ранне- и среднелетних приходится по 25 % от общего видового состава растений. Характерной особенностью осоковой тундры является отсутствие позднелетних растений. В кустарничковых же тундрах, как и в подгольцовом ольховнике, преобладают растения, зацветающие в середине лета. На долю среднелетних растений в этих тундрах приходится 42.1—66.7 %, раннелетних — 16.7—26.3, весенних — 11.1—23.1 %. Наименее представительная группа позднелетних растений — 5.5—15.8 %. В подгольцовом же ольховнике данная группа растений занимает второе место. Наименьшим количеством видов представлена группа весенних растений. Доля растений быстросозревающих, а также со средней продолжительностью созревания семян и плодов в горных тундрах выше, чем в подгольцовом ольховнике.

Изучение соотношения групп растений с разной ритмикой листового аппарата выявило равное представительство летнезеленых растений в осоковой и пятнистой тундрах. Отличительной особенностью осоковой тундры является полное отсутствие вечнозеленых растений. В пятнистой дриадовой тундре на их долю приходится 5.3 %, в двух других кустарничковых тундрах — не более 11 %. В куртинной дриадовой тундре существенно преобладают летнезеленые растения, доля которых составляет около 2/3 видового состава. Среди кустарничковых тундр наиболее высокая доля зимне-летнезеленых растений выявлена в кассиопово-дриадовой тундре (50 %).

В заключение отметим, что при подъеме от ольховников подгольцового пояса к горно-тундровым сообществам гольцового пояса на вершине плато отмечаются заметное (почти на месяц) уменьшение периода вегетации и ускорение темпов сезонного развития сообществ. Наиболее быстрыми темпами сезонного развития характеризуется осоковая тундра, где выявлено самое раннее достижение основных кульминационных моментов развития (максимума цветения и плодоношения). Здесь же самые короткие как средний период цветения растений, так

и общий период цветения. Более замедленные темпы сезонного развития — в подгольцовом ольховнике. Кустарничковые тундры занимают промежуточное положение.

В подгольцовом ольховнике и кустарничковых тундрах среди выделенных групп по срокам зацветания преобладают среднелетние растения, при этом в подгольцовом ольховнике выше доля позднелетних растений, в кустарничковых же тундрах — доля весенних растений. Резкое отличие ритмологической структуры отмечено в осоковой тундре, где заметно преобладают весенние растения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алисов Б. П. Климат СССР. М.: Изд-во МГУ, 1956. 127 с. — *Бейдеман И. Н.* Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 131 с. — *Бейдеман И. Н.* Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 154 с. — *Белорусова Ж. М.* Геологическое строение и рельеф // Горные фитоценотические системы Субарктики. Л.: Наука, 1986. С. 7—13. — *Березовский В. А.* Почвы // Там же. С. 13—27. — *Вихирева-Василькова В. В.* О почках возобновления арктических растений // Бот. журн. 1962. Т. 47, № 8. С. 1141—1151. — *Гаврилюк В. А.* Формирование цветка у некоторых растений юго-востока Чукотки // ДАН СССР. 1961. Т. 137, № 2. С. 448—450. — *Гаврилюк В. А.* К биологии растений юго-востока Чукотского полуострова // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1966. Вып. 8. С. 23—39. — *Герасименко Т. В.* Зависимость фотосинтеза от температуры у растений тундр о. Врангеля // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 4. С. 493—504. — *Герасименко Т. В.* Эколого-физиологическое исследование фотосинтеза растений о. Врангеля: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1974. 33 с. — *Деева Н. М.* Сезонное развитие растений и растительных сообществ Таймырского биогеоценологического стационара // Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980. С. 59—96. — *Деева Н. М.* Сезонное развитие растительных сообществ северо-запада Путорана // Сезонная ритмика природы горных областей: Тез. докл. I Всесоюз. совещ. по горной фенологии. Л.: Изд-во ГО СССР, 1982. С. 47—48. — *Деева Н. М.* Растительность подгольцового пояса // Горные фитоценотические системы Субарктики. Л.: Наука, 1986. С. 224—253. — *Деева Н. М., Норин Б. Н.* Запасы и структура растительной массы подгольцовых ольховников северо-западной части плато Путорана // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 12. С. 1625—1631. — *Деева Н. М., Сазанова Н. А.* Сезонное развитие растений горных тундр северо-запада Путорана // VII Всесоюз. совещ. «Изучение и освоение растительности высокогорий»: Тез. докл. Свердловск, Изд-во УНЦ АН СССР. 1982. С. 14. — *Елагин И. Н.* Фенологическая изученность горных ландшафтов Сибири и Дальнего Востока // Сезонная ритмика природы горных областей: Тез. докл. I Всесоюз. совещ. по горной фенологии. Л.: Изд-во ГО СССР, 1982, С. 6—7. — *Елагин И. Н., Лобанов А. И.* Атлас-определитель фенологических фаз растений. М.: Наука, 1979. 96 с. — *Земцова А. И.* Типы погоды // Путоранская озерная провинция. Новосибирск: Наука, 1975. С. 19—31. — *Мироненко О. Н.* Сезоны года в центральных Путоранах // Фенологические методы изучения лесных биогеоценозов. Красноярск: Изд-во СО АН СССР, 1975. С. 140—173. — *Норин Б. Н., Швец П. И.* Климат и фитоклимат // Горные фитоценотические системы Субарктики. Л.: Наука, 1986. С. 27—44. — *Справочник* по климату СССР. Вып. 21. Красноярский край и Тувинская АССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1967. 230 с. — *Чернядьева И. В.* Растительность гольцового пояса // Горные фитоценотические системы Субарктики. Л.: Наука, 1986. С. 253—278. — *Hodgson H. J.* Floral initiation in Alascan Gramineae // Bot. Gaz. 1966. Vol. 127, N 1. P. 64—70. — *Sörensen T.* Temperature relations and phenology of the Northeast Greenland plants // Med. Grönland. 1941. Bd 125, N 9. 305 p. — *Tieszen L. L.* Photosynthesis and respiration in arctic tundra grasses, field light intensity and temperature responses // Arctic Alpine Res. 1973. № 5. П. 239—251.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 30 VI 1989.

УДК 630*161.2 : 630*17

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 8

И. С. Малкина, Ю. Л. Цельникер

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СУММАРНОГО ДЫХАНИЯ И ДЫХАНИЯ ПОДДЕРЖАНИЯ У СТВОЛОВ ЛЕСНЫХ ДЕРЕВЬЕВ

I. S. MALKINA, Yu. L. TSEL'NIKER. SEASONAL DYNAMICS OF TOTAL AND MAINTENANCE RESPIRATION IN TRUNKS OF FOREST TREES

В течение вегетационного сезона измеряли суммарную дыхательную способность и интенсивность дыхания поддержания. Дыхание поддержания определяли при помощи опытов с затемнением кроны.

Показано, что обе величины сильно меняются: сезонный максимум суммарного дыхания в середине лета превышает его минимум в октябре в 8—9 раз, для дыхания поддержания соответствующие величины различаются в 3—5 раз. В среднем за 6 месяцев (с мая по октябрь) дыхание поддержания составляет у всех исследованных пород около 60 %.

По мере исследований роли дыхания в обеспечении энергией растительных организмов выделяется все большее число энергозависимых процессов. К ним относятся рост, поддержание структуры живой материи, загрузка флоэмы ассимилятами и ряд других. Разработаны методы для разделения компонентов дыхания — дыхания роста и дыхания поддержания (McCree, 1974; Семихатова, 1980; Куперман и др., 1981; Lambers et al., 1983; Irving, Silsbury, 1987). Большинство таких работ выполнено на травянистых растениях, причем разделение суммарного дыхания на составляющие производилось для целого растения. Для взрослых деревьев из-за их больших размеров, несинхронности роста отдельных органов, а также большего, чем у травянистых растений, участия в росте запасов ассимилятов, а не продуктов текущего фотосинтеза такой метод исследования неприменим. Очевидно, исследование составляющих дыхания у деревьев целесообразно проводить по органам, тем более что имеются работы, свидетельствующие о различиях коэффициентов дыхания роста и дыхания поддержания у разных органов (Ledig et al., 1976; Szaniawski, 1981).

Интересными объектами для разделения компонентов дыхания являются стволы деревьев, во-первых, потому что затраты на дыхание стволов представляют собой очень существенную часть всех дыхательных затрат дерева. Во-вторых, в течение сезона вегетации у стволов четко выделяются несколько периодов с разной интенсивностью дыхания, совпадающих с динамикой роста стволов в толщину (Oochata, Shidei, 1972; Забуга, Забуга, 1985). На этом основании ряд авторов считает, что интенсивность дыхания в период, когда камбий неактивен, можно приравнять к дыханию поддержания и так разделить компоненты дыхания, не прибегая к искусственным приемам (Havranek, 1981; Забуга, Забуга, 1986). Однако имеются данные, полученные на травянистых растениях, свидетельствующие о различиях уровня дыхания поддержания при разной физиологической активности тканей (Семихатова и др., 1979; McCree, 1982; Голик, Гуляев, 1984). Поэтому применимость метода разделения составляющих дыхания на основании сезонной динамики процесса у древесных растений нуждается в экспериментальной проверке.

В настоящей работе проведено изучение динамики составляющих дыхания у стволов деревьев в разные периоды вегетации.

Объекты и методика

Работа выполнена в 1985—1987 гг. в Серебряноборском опытном лесничестве Московской обл. на стволах дуба черешчатого *Quercus robur* L., ели европейской *Picea abies* Karst., сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. Характеристика объектов исследования приведена в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика объектов исследования

Вид растения	Возраст, лет	Высота, м	Окружность ствола, * см	Сухая масса листьев (хвои) всего дерева, г
Quercus robur	8	2.5	10.0	395
Picea abies	12	2.4	12.5	276
Pinus sylvestris	10	3.6	21.5	1760

* У корневой шейки.

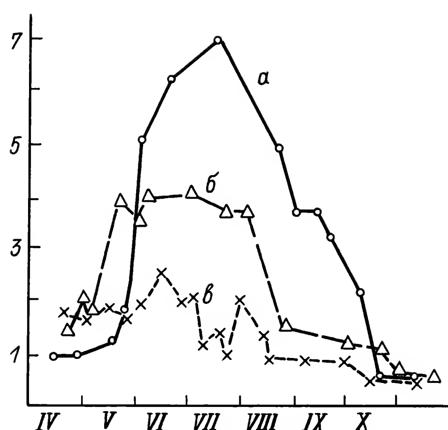


Рис. 1. Сезонная динамика дыхательной способности при 15 °С у ствола *Quercus robur* (*а*), *Pinus sylvestris* (*б*) и *Picea abies* (*в*).

По оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — дыхание, мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$.

Определение интенсивности дыхания осуществляли с помощью инфракрасного газоанализатора Infralyt-4. Камерой служил прямоугольный отрезок полиэтиленовой пленки, прикрепленный к стволу под кроной с помощью пластилина. В камере было два штуцера для входа и выхода воздуха. Выходящий воздух поступал на газоанализатор. Скорость тока воздуха через камеру составляла 20—80 $л \cdot ч^{-1}$ в зависимости от интенсивности процесса. Регистрация газообмена производилась недифференциальным методом. Цена деления прибора — от 0.001 до 0.005 мг $CO_2 \cdot л^{-1}$. Осушение воздуха осуществляли с помощью холодильников и хлористого кальция. Измерения на каждом объекте проводили 3—4 раза в неделю с середины апреля до конца октября.

С целью разделения суммарной интенсивности дыхания на составляющие использовали обычный метод затемнения кроны (исключения фотосинтеза). Затемнение осуществляли черной материей, надетой на каркас, равный высоте дерева. Для предотвращения перегрева черную ткань накрывали белым чехлом. Интенсивность выделения CO_2 стволами измеряли до, во время и после затемнения. Температуру воздуха под затенителями контролировали. Чтобы учесть влияние изменений температуры воздуха на результаты измерений, в диапазоне температур от 8 до 23 °С был рассчитан температурный коэффициент дыхания. Он оказался равным 2.2. В дальнейшем все экспериментальные данные пересчитывали и таким образом определяли дыхательную способность при температуре 15 °С (многолетняя средняя для вегетационного периода района исследований).

Результаты и обсуждение

На рис. 1 приведены данные о сезонных изменениях дыхательной способности стволов дуба, ели и сосны. У всех пород динамика этого процесса была сходной: интенсивность возрастала от весны к лету, достигала максимальных значений, затем снижалась. Сопоставление приведенных данных с литературными выявляет, что высокая интенсивность дыхания по времени совпадает с периодами образования ранней и поздней древесины, а низкие величины дыхания приходятся на то время, когда рост в толщину не происходит (Ladefoged, 1952; Елагин, 1962; Смирнов, 1964; Кулл, Фрей, 1984). Однако весной в период покоя камбия интенсивность дыхания была выше, чем осенью, что, по-видимому, связано с изменениями уровня дыхания поддержания. Выявить изменение уровня дыхания поддержания в период роста древесины можно было только путем искусственного затемнения кроны. Предполагалось, что остановка фотосинтеза в результате затемнения повлечет за собой прекращение тока ассимилятов по флоэме и как следствие — приостановку ростовой деятельности камбия. В итоге интенсивность дыхания снизится, и этот низкий уровень выделения CO_2 стволом может быть принят за дыхание поддержания. Правда, при этом сохраняется возможность неполного ингибирования ростовых процессов, в результате чего величины дыхания поддержания могут оказаться несколько завышенными.

ТАБЛИЦА 2

Влияние затемнения кроны на дыхание стволов

Вид	Дата затемнения	Время до стабилизации дыхания, сут.	Снижение дыхания, % от исходного
Quercus robur	1.07	4	26
	22.07	4	44
	14.08	4	35
Pinus silvestris	28.04	5	59
	2.06	6	52
	7.07	5	53
	7.08	5	78
	28.08	5	20
	10.10	5	10
Picea abies	5.05	6	30
	8.06	5	40
	28.07	6	75
	20.10	—	0

В наших опытах снижение интенсивности дыхания после начала затемнения кроны происходило не сразу, а к концу вторых суток и продолжалось несколько (3—6) суток, после чего интенсивность дыхания устанавливалась на стационарном уровне. В табл. 2 показана степень снижения интенсивности дыхания в результате затемнения.

Уровни стабилизации дыхания в различные сроки различались между собой: летом они были выше, чем весной и осенью. После прекращения затемнения интенсивность дыхания достигала величин, близких к исходным, лишь через 3—5 сут. По-видимому, остановка роста и снижение дыхания происходили лишь после истощения пула ассимилятов, а восстановление первоначальной скорости процессов роста и дыхания — после нового заполнения этих пулов, когда затемнение было снято. Представления о наличии пулов ассимилятов, используемых на процессы роста и дыхания, были разработаны для травянистых растений (Молдау и др., 1980), но они тем более справедливы для деревьев, у которых процессы фотосинтеза и использования ассимилятов разобщены во времени и пространстве больше, чем у трав.

Время, проходящее от момента затенения до стабилизации интенсивности дыхания, варьировало от породы к породе (табл. 2): у дуба этот процесс заканчивался быстрее (максимум 4 сут.), чем у сосны и ели (5—6 сут.). Интересно, что в опытах K. McCree (1970), работавшего с клевером, для стабилизации интенсивности дыхания после начала затемнения требовалось 2 сут, у других травянистых растений эта величина составляла 2—3 сут. (Семихатова и др., 1979). Очевидно, видовые различия между растениями вызваны неодинаковой величиной запасов питательных веществ и разной скоростью их использования на рост и дыхание.

Таким образом, опыты с затемнением кроны выявили сезонную динамику дыхания поддержания стволов (рис. 2). Эта динамика может быть вызвана разными причинами: зависимостью дыхания поддержания от физиологического состояния ткани и ее химического состава (Альтергот, Хитрово, 1970; Penning de Vries, 1975), а также непостоянством массы живых клеток в древесине в течение сезона (Цветкова, 1948; Ladefoged, 1952; Havranek, 1981). Согласно наблюдениям этих авторов, утолщение стенок вновь образовавшихся клеток и их лигнификация происходят дольше и начинаются в более поздние сроки, чем образование клеток и их растяжение.

По мнению W. Havranek (1981), разрыв во времени между этими процессами составляет у *Pinus cembra* L. около 2 недель. В результате в середине лета почти

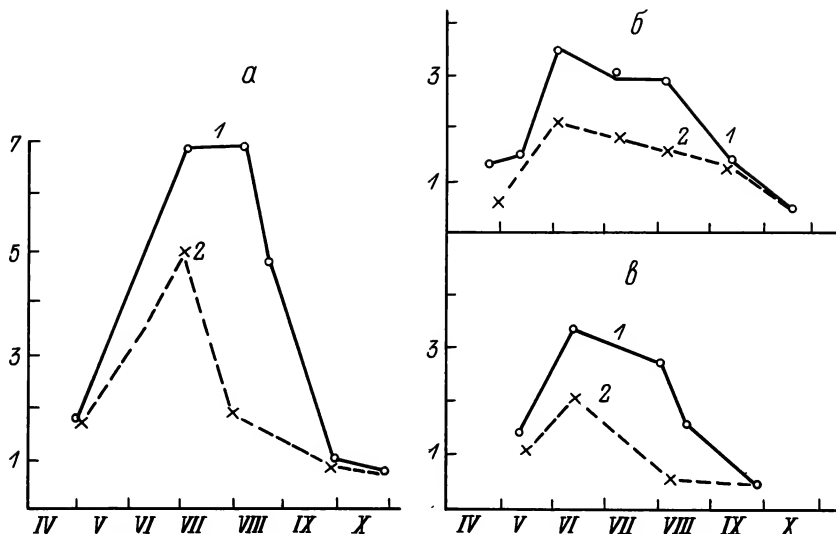


Рис. 2. Сезонная динамика суммарного дыхания (*1*) и дыхания поддержания (*2*) у стволов *Quercus robur* (*а*), *Pinus sylvestris* (*б*) и *Picea abies* (*в*).

По оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — дыхание, мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$.

половина вновь образовавшейся древесины была представлена живыми клетками, тогда как осенью и весной все клетки ксилемы были мертвыми. По-видимому, у различных пород, а также под влиянием различных условий продолжительность периода, в течение которого клетки ксилемы не теряют своего живого содержимого, может колебаться, но в любом случае масса живых клеток в древесине летом должна быть больше, чем весной и осенью.

Выше отмечалось, что интенсивность дыхания поддержания в весеннее время превышает аналогичную величину осенью. Попытку объяснения этого явления сделали F. T. Ledig и др. (1976), которые зарегистрировали усиление дыхания ствола сосны примерно за 4 недели до начала деятельности камбия. Они предполагают, что это связано с высокоэнергетическими синтезами, предшествующими формированию новых морфологических структур. Их взгляды перекликаются с высказываниями J. Thornley (1982) о необходимости дыхательных затрат для превращения запасных веществ в структурные.

Может возникнуть сомнение в правомерности причисления энергетических затрат, связанных с подготовкой к росту, к дыханию поддержания, а не дыханию роста, хотя в результате высокоэнергетических синтезов не происходит прироста массы. С этим столкнулся в своей работе И. А. Куперман с соавторами (1981), который показал, что в зависимости от метода исследования соотношение составляющих дыхания может варьировать. Это делает разделение дыхания на дыхание роста и дыхание поддержания до некоторой степени условным.

Если считать, что весной и осенью все энергетические затраты связаны только с поддержанием структуры живой материи, то в летнее время 40—50 % суммарной величины дыхания составляют дыхание роста и дыхание, обеспечивающее энергией транспорт ассимилятов по флоэме. Такое соотношение дыхания роста и поддержания согласуется с расчетами, сделанными Havranek (1981).

Энергетические затраты на транспорт ассимилятов особенно существенны для стволов деревьев. Эту составляющую дыхания выделил и Thornley с соавторами (1981) для листьев. Но, поскольку методика выделения этой составляющей не разработана, разные авторы причисляют ее то к дыханию роста, то к дыханию поддержания.

В наших предшествующих работах с дубом черешчатым (Малкина и др., 1985, 1987) была сделана попытка выделения транспортной составляющей дыхания на основании сопоставления сезонной динамики дыхания ствола с фотосинтетической деятельностью кроны. Однако в этой работе не были учтены сезонные изменения уровня дыхания поддержания, а также затраты на утолщение оболочек клеток, образовавшихся ранее. Поэтому затраты на транспорт, приведенные в этих статьях, явно преувеличены. Что касается вечнозеленых хвойных, у которых фотосинтетическая деятельность и передвижение ассимилятов по стволу могут не прекращаться вплоть до зимы, то у них выделение транспортной компоненты дыхания вообще вряд ли возможно.

На основании полученных данных можно рассчитать коэффициенты дыхания роста и дыхания поддержания. Такие попытки для древесных растений предпринимали В. Ф. Забуга и Г. А. Забуга (1986). Однако вряд ли расчеты этих авторов корректны по следующим причинам: при определении коэффициента дыхания поддержания трудно учесть массу живых тканей, которая к тому же, как мы указывали выше, меняется в течение сезона.

При расчете коэффициента дыхания роста для деревьев обычно регистрируют лишь часть годичного прироста, а именно прирост массы древесины, да и то не очень точно, поскольку прирост может иметь разный объемный вес, а измеряют лишь ширину годичного кольца. Методы учета годичного прироста массы коры вообще не разработаны. Поэтому величины коэффициентов дыхания роста для стволов взрослых деревьев, приводимые в литературе, по всей вероятности, завышены.

Заключение

Проведенные исследования сезонной динамики суммарного дыхания и дыхания поддержания у стволов *Quercus robur*, *Pinus silvestris* и *Picea abies* показали, что в течение вегетационного периода обе величины сильно меняются: сезонный максимум суммарной дыхательной способности в середине лета превышает минимум в октябре в 8—9 раз. Для дыхания поддержания соответствующие величины различаются в 3—5 раз.

Значительная изменчивость уровня дыхания поддержания может быть связана как с изменением физиологического состояния в период покоя и активной деятельности камбия, так и с колебаниями массы живой ткани в течение сезона. Поэтому заключения о величине дыхания поддержания в периоды активного роста на основании только осенней интенсивности дыхания делать нельзя.

В среднем за 6 месяцев (с мая по октябрь) дыхание поддержания ствола составляло у исследованных пород около 60 % от величины суммарного дыхания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Альтергот В. Ф., Хитрово Е. В. Дыхательный газообмен как показатель сезонной метаболической активности древесных растений в Западной Сибири // Физиология растений. 1970. Т. 17, вып. 6. С. 1156—1163. — *Голик К. Н., Гуляев Б. И.* Сезонная динамика составляющих темнового дыхания яровой пшеницы // Физиология и биохимия культ. растений. 1984. Т. 16, № 1. С. 56—61. — *Елагин И. Н.* Методика изучения формирования годичного кольца у дуба // Физиология древесных растений. Сб. к 90-летию Л. А. Иванова. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 262—275. — *Забуга В. Ф., Забуга Г. А.* Взаимосвязь дыхания и радиального роста ствола сосны обыкновенной // Физиология растений. 1985. Т. 32, вып. 5. С. 942—947. — *Забуга В. Ф., Забуга Г. А.* Определение ростовой компоненты дыхания ствола сосны обыкновенной // Лесоведение, 1986. № 1. С. 23—30. — *Кулл О. Л., Фрей Т. Э.-А.* О дыхании ствола ели европейской // Лесоведение, 1984. № 4. С. 47—52. — *Куперман И. А., Хитрово Е. В., Семихатова О. А.* Сопоставление методов разделения дыхания на составляющие // Физиология и биохимия культ. растений, 1981. Т. 13, № 6. С. 563—576. — *Малкина И. С., Цельникер Ю. Л., Якшина А. М.* Дыхание стволов дуба черешчатого разного возраста // Лесоведение. 1987. № 1. С. 33—39. — *Малкина И. С., Якшина А. М., Цельникер Ю. Л.* Связь выделения CO_2 стволом с газообменом листьев у дуба // Физиология растений.

1985. Т. 32, вып. 4. С. 769—776. — *Молдау X. А., Сыбер Я. X., Рахи М. О.* Компоненты темнового дыхания фасоли при дефиците воды // Физиология растений. 1980. Т. 27, № 1. С. 5—10. — *Семихатова О. А.* Энергетические аспекты интеграции физиологических процессов в растении // Физиология растений. 1980. Т. 27, вып. 5. С. 1005—1017. — *Семихатова О. А., Иванова Т. И., Головко Т. К.* Дыхание на поддержание структуры клеток в активном состоянии // Физиология растений. 1979. Т. 26, вып. 5. С. 1093—1102. — *Смирнов В. В.* Сезонный рост главнейших древесных пород. М.: Наука, 1964. 165 с. — *Цветкова Е. С.* К вопросу о формировании годичного кольца у сосны // Тр. Лесотехн. акад. им. С. М. Кирова, 1948. № 64. С. 48—55. — *Havranek W. M.* Stammatmung, Dickenwachstum und Photosynthese einer Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der Waldgrenze // Mitteil. forstl. Bundesversuchanstalt. Wien, 1981. Bd 142. Hf. 2. S. 443—467. — *Irving D. E., Silsbury J. N.* A comparison of the rate of maintenance respiration in some crop legumes and tobacco determined by three methods // Ann. Bot. 1987. Vol. 59, N 3. P. 257—264. — *Ladefoged K.* The periodicity of wood formation. Kopenhagen, 1952. 98 p. — *Lambers H., Szaniawski R. K., de Visser R.* Respiration for growth, maintenance and ion uptake. An evaluation of concepts, methods, values and their significance // Physiol. Plant., 1983. Vol. 58, N 4. P. 556—563. — *Ledig F. T., Drew A. P., Clark J. G.* Maintenance and constructive respiration, photosynthesis and net assimilation rate in seedlings of pitch pine // Ann. Bot. 1976. Vol. 40, N 166. P. 289—300. — *McCree K. J.* An equation for the rate of respiration of white clower plants grown under controlled conditions // Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen; Pudok, 1970. P. 221—230. — *McCree K. J.* Equations for the rate of dark respiration of white clover and *Sorghum* as functions of dry weight, photosynthetic rate and temperature // Crop. Sci. 1974. Vol. 14, N 4. P. 509—514. — *McCree K. J.* Maintenance requirements of white clover at high and low growth rates // Crop. Sci. 1982. Vol. 22, N 2. P. 345—354. — *Oochata S., Shidei T.* Seasonal changes in respiratory rate of stems and their growth // Bull. Kyoto University Forests. 1972. N 43. P. 63—72. — *Penning de Vries F. W. T.* The cost and maintenance processes in plant cell // Ann. Bot. 1975. Vol. 39, N 1. P. 77—92. — *Szaniawski R. K.* Growth and maintenance respiration of shoots and roots in scots pine seedlings // Zeitschr. Pflanzenphysiol. 1981. Vol. 101, N 5. P. 391—398. — *Thornley J. H. M.* Interpretation of respiration coefficients // Ann. Bot. 1982. Vol. 49, N 2. P. 257—259. — *Thornley J. H. M., Hurd R. G., Pooley A.* A model of growth of the fifth leaf of tomato // Ann. Bot. 1981. Vol. 48, N 3. P. 327—340.

Лаборатория лесоведения,
с. Успенское Московской обл.

Получено 16 I 1989.

УДК 581.57

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 8

Т. И. Игошина, А. В. Косицин

УСТОЙЧИВОСТЬ К СВИНЦУ КАРБОАНГИДРАЗЫ *MELICA NUTANS* (*POACEAE*)

T. I. IGOSHINA, A. V. KOSYTSIN. THE TOLERANCE TO LEAD OF CARBONICANHYDRASE IN *MELICA NUTANS* (*POACEAE*)

Определена устойчивость к свинцу растений трех популяций перловника поникающего *Melica nutans* из районов с различным содержанием свинца в почве. Из устойчивой популяции выделен клон, отличающийся повышенной металлоустойчивостью. Исследовано действие свинца на очищенную гель-фильтрацией карбоангидразу из листьев взрослых растений. Фермент неустойчивых популяций инактивировался свинцом, фермент устойчивой популяции и клона свинцом активировался. Обсуждается приспособительный характер этой реакции.

Известно, что в районах, загрязненных тяжелыми металлами, угнетается растительность (обзоры: Парибок, 1983; Baker, 1987). При далеко зашедшем отравлении у растений поражаются многие функции, что является следствием первоначальных нарушений особо чувствительных звеньев метаболизма (Foy et al., 1978). Одним из таких первичных нарушений может быть инактивация ферментов, так как многие из них денатурируются тяжелыми металлами. Существует предположение, что угнетение фотосинтеза тяжелыми металлами обусловлено инактивацией рибулозо-1.5-бифосфат карбоксилазы, которая крайне чувствительна к их воздействию (Štiborova et al., 1986). Сведения об инактивации большого количества растительных ферментов тяжелыми металлами приведены в обзоре А. В. Косицина и Н. В. Алексеевой-Поповой (1983).

Известно также, что на загрязненных территориях формируются особые популяции более или менее нормально развивающихся растений, которые обладают повышенной металлоустойчивостью. Это свойство может быть обусловлено различными физиологическими механизмами (Косицин, Алексеева-Попова, 1983), и один из них — образование ферментов с повышенной устойчивостью к инактивирующему действию тяжелых металлов. Таким образом, исследования взаимодействия ферментов с тяжелыми металлами важны как для понимания механизмов токсического действия металлов на растения, так и путей приспособления растений к избытку металлов в почве. Непосредственная адаптация ферментов к тяжелым металлам мало изучена, сведения о ней немногочисленны и противоречивы, и даже для утверждения о ее существовании необходимы дальнейшие исследования.

В предыдущих работах (Косицин, Игошина, 1986; Косицин и др., 1988) было показано, что у трех видов растений — *Aster alpinus* L., *Salvia stepposa* Schost., *Phlomis tuberosa* L. — карбоангидразная активность в экстрактах из листьев устойчивых к свинцу популяций из районов с природным обогащением почв свинцом отличается повышенной устойчивостью к действию свинца in vitro. Так как в неочищенных экстрактах этот эффект может быть связан не только со свойствами фермента, но и с наличием защитных веществ, переводящих ионы свинца в неактивную форму, результаты этих исследований не доказывают однозначно существование устойчивых к свинцу форм карбоангидразы. Задача данной работы состояла в сравнении устойчивости к свинцу очищенной от низкомолекулярных веществ и белков карбоангидразы из листьев различных популяций перловника поникающего, произрастающего в районах с различным содержанием свинца в почве.

Материал и методы

В экспериментах были использованы четыре группы растений *Melica nutans* L. Три из них были выращены из семян растений природных популяций. Семена популяции № 1 собирали на Карельском перешейке в Ленинградской обл. (фоновое местообитание, свинец в почве практически не обнаруживается). Семена популяций № 2 и № 3 собирали в лесостепной зоне Башкирской АССР на изолированных лесных участках на расстоянии друг от друга 20—30 км. Почвы местообитания № 2 содержат среднее для данного региона количество свинца, местообитание № 3 находится в зоне геохимической аномалии по свинцу. Четвертая группа растений является клоном, полученным вегетативным размножением одной особи из популяции № 3, у которой была найдена максимальная устойчивость к свинцу. В дальнейшем эта группа именуется Клоном.

При определении устойчивости растений к свинцу в качестве показателя интенсивности прироста использовали увеличение массы проростка за определенный промежуток времени. В остальном техника определения металлоустойчивости растений *M. nutans* соответствовала применяемой в нашей лаборатории модификации метода Джоуэтта (Алексеева-Попова и др., 1984). Семена проращивали в рулонах из фильтровальной бумаги на дистиллированной воде, затем проростки с известной массой переносили на растворы, содержащие 0.1 M KCl и $5 \cdot 10^{-4}$ M $Ca(NO_3)_2$ с добавкой свинца в виде $Pb(NO_3)_2$ в опытных вариантах. Для измерения привеса корни извлеченного из рулона проростка ополаскивали дистиллированной водой, осушали фильтровальной бумагой, проросток взвешивали и помещали обратно в рулон. Взвешивание производили три раза в течение двух недель. Разность между полученными массами использовали для вычисления индекса устойчивости I_t — это отношение среднего привеса проростков на растворе с металлом к среднему привесу на растворе без

металла для 25 проростков в каждом из вариантов. Достоверность различий индексов устойчивости определяли по t-критерию.

Проростки контрольных вариантов из всех популяций и особо устойчивый к свинцу экземпляр из популяции № 3 (Клон) были высажены в открытый грунт на экспериментальном участке Ботанического сада Ботанического института АН СССР в Ленинграде, где выращивались в течение нескольких лет. Вегетативные побеги Клона делили и рассаживали. Это обеспечило эксперименты достаточным количеством материала. Все растения, за исключением Клона, никогда не соприкасались с избытком свинца. Во избежание перекрестного опыления все генеративные побеги в начале лета удаляли.

Для опытов по определению устойчивости карбоангидразы брали закончившие рост неповрежденные листья вегетативных побегов с 20 растений. Выделение карбоангидразы и определение ее активности проводили по принятой методике (Косицин, Игошина, 1979). Надосадочный раствор после второго центрифугирования при 23 000 g подвергали гель-фильтрации через сефадекс G-25 (Pharmacia, Sweden) или после двухступенчатого высаливания сульфатом аммония — через сефадекс G-75 той же фирмы. На колонки с гелем наносили 4—5 мл экстракта, фракции элюировали 0.1 М трис-аскорбатным буфером, pH 8.2. Как показали предыдущие исследования, эта среда способствует сохранению активности карбоангидразы в процессе элюции и исключает возможность выпадения осадка при внесении свинца в элюат. Скорость элюции в разных опытах была от 0.2 до 0.3 мл/мин. Специальные опыты показали, что изменение скорости элюции в пределах 0.16—0.60 мл/мин не меняет картины распределения белка и карбоангидразной активности по фракциям элюата. Объем собираемых фракций 4 мл. Белок определяли микробиуретовым методом (Itzhaki, Gill, 1964).

Во избежание ошибок, связанных с изменением карбоангидразной активности во времени, измерения опытных и контрольных проб проводили в одно и то же время. Элюаты каждой из популяций разделяли на равные по объему пробы, к одной из которых добавляли азотнокислый свинец до заданной концентрации, вторая оставалась в качестве контрольной. По результатам измерений вычисляли коэффициент устойчивости фермента $К_у$, равный отношению активности фермента в пробе со свинцом к активности в контрольной пробе.

Результаты и их обсуждение

Многочисленные опыты по исследованию металлоустойчивости растений *M. nutans* показали, что межпопуляционные различия нагляднее всего проявляются при концентрации свинца в растворе $5 \cdot 10^{-4}$ М. Карельская популяция № 1 имела средний I_t 0.46, популяция № 2 — 0.57, популяция № 3 — 0.81. Разница между I_t разных популяций достоверна в пределах $0.05 < p < 0.1$. Таким образом, наиболее устойчивой к свинцу оказалась популяция № 3 из района геохимической аномалии. Особо устойчивые экземпляры в этой популяции имели I_t 1.0 и выше. У экземпляра, который был клонирован, индекс устойчивости составлял 1.05, т. е. свинец стимулировал рост корней. *M. nutans* оказался наиболее устойчивым к свинцу видом из всех исследованных нами ранее, так как выдерживал наибольшую концентрацию свинца в опытном растворе (Алексеева-Попова и др., 1984).

Реакция карбоангидразной активности на внесение свинца in vitro соответствует различиям в металлоустойчивости популяций. В таблице приведены коэффициенты устойчивости к свинцу в концентрации $1 \cdot 10^{-4}$ М для популяций № 1 и № 3 в элюате после гель-фильтрации через сефадекс G-25. Фермент устойчивой популяции № 3 в течение двух суток имел $К_у$ выше 1.0. В то же время $К_у$ неустойчивой популяции № 1 был значительно меньше единицы, отличался и характер изменений активности во времени.

Динамика изменений $К_у$ карбоангидразы *Melica nutans* при концентрации свинца $1 \cdot 10^{-4}$ М

Популяция, №	Продолжительность инкубации фермента со свинцом, ч					
	1	4	23	28	47	50
1	0.74	0.58	0.53	0.70	0.50	0.55
3	1.19	1.33	1.66	1.43	1.47	1.10

Карбоангидраза устойчивой популяции № 3 перловника поникающего активируется свинцом в первые часы после его добавки к элюату, и далее активация в течение некоторого времени возрастает. Карбоангидраза неустойчивой популяции № 1 свинцом инактивируется, и повышения активности во времени обычно не происходит. Такова же была реакция на действие свинца in vitro у карбоангидразы исследованных ранее астры альпийской и шалфея степного (Косицин, Игошина, 1986; Косицин и др., 1988). Таким образом, проявилось сходство в реакции карбоангидразы из листьев растений разных видов на свинец. Подчеркнем, что в отличие от карбоангидразы астры и шалфея, исследованных в грубом экстракте, у перловника мы имели дело с частично очищенным ферментом.

Наиболее заметно активировалась свинцом карбоангидраза Клона. На рис. 1 показано действие возрастающих концентраций свинца на активность карбоангидразы из листьев различных популяций *M. nutans*. Следует заметить, что степень инактивации фермента свинцом наиболее четко выявляется через 21 ч после начала инкубации. Свинец в концентрации $1 \cdot 10^{-6}$ М стимулировал активность карбоангидразы устойчивой популяции № 3 и Клона, активности фермента неустойчивых популяций № 1 и № 2 уменьшались, но не различались по величине $К_у$, поэтому опыты с такой малой концентрацией свинца не повторяли.

Различия в действии свинца на активность карбоангидразы у разных популяций перловника поникающего отчетливо проявились при концентрации его в элюате $1 \cdot 10^{-5}$ М. Карбоангидразная активность у Клона возрастала в среднем в 2.6 раза, у популяции № 3 — в 1.2 раза. Значительная активация фермента устойчивой популяции и Клона сохранялась и при более

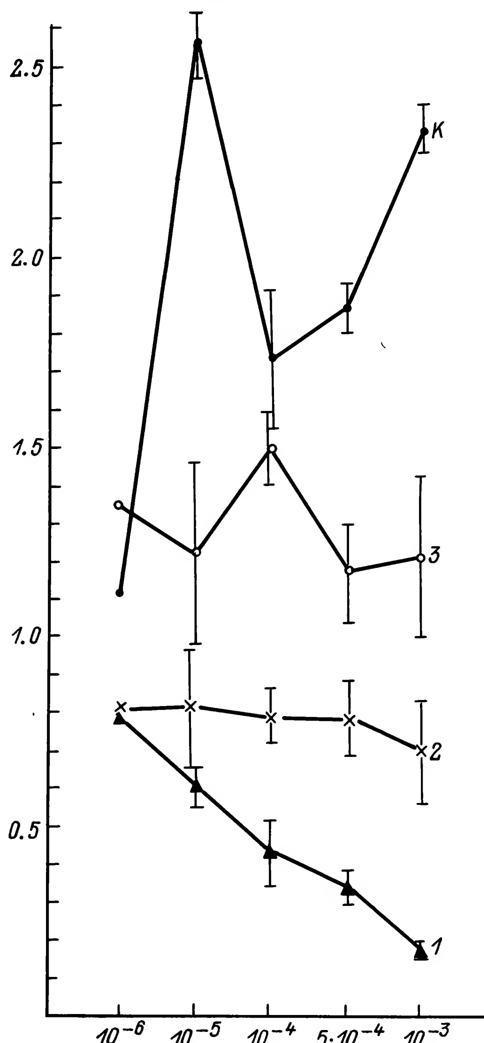


Рис. 1. Действие свинца на частично очищенную карбоангидразу из листьев *Melica nutans*.

По оси абсцисс — концентрация свинца, моль; по оси ординат — величина коэффициента устойчивости фермента $К_у$. *1, 2, 3* — номера популяций, *К* — клон. Все точки, кроме начальных, соответствуют средним значениям $К_у$ со среднеквадратичными отклонениями.

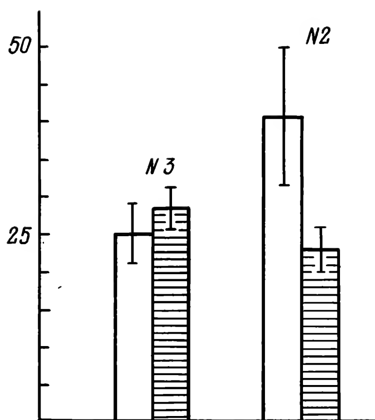


Рис. 2. Действие свинца в концентрации $1 \cdot 10^{-4}$ М на очищенную карбоангидразу популяций № 2 и № 3 *Melica nutans*.

По вертикали — активность карбоангидразы в единицах Уилбура—Андерсона на 1 мл. *Белые столбики* — контроль, *заштрихованные* — вариант со свинцом.

высоких концентрациях свинца. Очень высокая устойчивость карбоангидразы Клона может объясняться тем, что растения были адаптированы к свинцу на ранних стадиях развития. В наших опытах с астрой альпийской такое повышение $К_у$ наблюдалось даже у части растений неустойчивой популяции, если они росли на растворе свинца в первые недели своего развития (Косицин, Игошина, 1986). Повышенную устойчивость к действию Cu in vitro кислой фосфатазы из корней *Deschampsia cespitosa* наблюдали R. Cox и T. Hutchinson (1980) в тех случаях, когда растения ранее находились на растворах с избытком меди.

Активность карбоангидразы неустойчивой популяции № 1 снижалась по мере возрастания концентрации свинца в элюате. Фермент популяции № 2 также инактивировался при всех концентрациях свинца ($К_у < 1.0$), но степень инактивации не зависела от концентрации металла в исследованном диапазоне.

Повышение активности карбоангидразы устойчивой популяции № 3 и Клона указывает на наличие в листьях этих растений высокомолекулярных веществ белковой природы, устойчивых к действию свинца, так как все возможные комплексообразователи с молекулярной массой ниже 5 кДа отделяются при гель-фильтрации через G-25. У неустойчивых популяций таких веществ нет или их мало. В ряде работ показано, что металлсвязывающие фитохелатины низкого молекулярного веса специфически образуются в растениях на обогащенных металлами почвах (Grill et al., 1988).

Очистка карбоангидразы из листьев перловника гель-фильтрацией на сефадексе G-75 вела к повышению удельной активности фермента в расчете на белок в 2—4 раза. Суммарный выход белка, связанного с карбоангидразной фракцией, составлял 20—35 %. Эта величина в общем соответствует наблюдавшейся при очистке карбоангидразы из листьев других видов растений (Косицин, Халидова, 1976). Таким образом, нам удалось добиться отделения от карбоангидразы большой части белков с молекулярной массой ниже 40 кДа. По-видимому, с ними ушли все вещества защитной природы, которые каким-то образом поддерживали активность фермента фоновой популяции после гельфильтрации через G-25. Карбоангидраза популяции № 1 полностью инактивировалась в первые минуты после внесения свинца в элюат. Активность очищенного фермента популяции № 2 снижалась почти на 50 % при той же концентрации свинца $1 \cdot 10^{-4}$ М (рис. 2). Разница между контролем и вариантом со свинцом статистически достоверна. Свинец, добавленный к очищенному ферменту популяции № 3, в среднем повышал активность, но разница между контролем и опытом недостоверна, поэтому можно уверенно говорить только о сохранении активности фермента в присутствии свинца.

В ряде работ с различными видами растений показано, что при действии избытка тяжелых металлов, особенно Cu и Cd, в клетках корней и в меньшей степени листьев могут образовываться защитные белки типа тионеинов, связывающие избыток металлов (Wagner, Trotter, 1982; Lolkema et al., 1984). Молекулярный вес тионеинов невелик, порядка 11—12 кДа, и они выделяются обычно на колонке с сефадексом G-75. Индукцию таких белков в корнях и надземных частях проростков кукурузы наблюдали S. Leblová с соавторами (1986) при выращивании проростков на растворах с избытком Cd, Cu, Pb и Zn. Синтез тионеинов был более выражен в корнях, чем в листьях; Cd^{++} и Cu^{++}

были в этом отношении намного активнее Pb^{++} и Zn^{++}. В наших опытах индукция тионеинов маловероятна, ее можно было бы ожидать только у Клона, росшего на растворе свинца на стадии проростка. Даже если допустить, что тионеины присутствовали в наших экстрактах, то при гель-фильтрации через G-75 они выходили бы с колонки гораздо позже карбоангидразной фракции, поскольку их молекулярная масса в 3—4 раза меньше карбоангидразы злаков.

Известно, что в активном центре карбоангидразы может работать кроме цинка только кобальт, атом свинца на этом месте не активен. Кроме того, не найдено ни одного фермента, для активности которого был бы необходим свинец. На основании наших данных можно предполагать, что в листьях растений устойчивой популяции имеет место модификация молекулы карбоангидразы. Небольшие изменения молекулы в результате присоединения свинца к отдаленным от активного центра участкам, вероятно, могут повышать ее каталитическую активность. В обзоре М. Г. Безрукова с соавторами (1982) приведены сведения о функциональных группах белков, образующих предпочтительные координационные связи с металлами. В частности, для свинца наиболее предпочтительна связь с сульфгидрильными группами белков. Молекула карбоангидразы из листьев неустойчивой популяции к такой связи с металлом, по-видимому, не способна, так как сильно инактивируется свинцом после очистки фермента.

Увеличение активности карбоангидразы из листьев устойчивой популяции № 3 *Melica nutans* при действии свинца на очищенный фермент и сохранение ее при повышении концентрации металла позволяют считать эту реакцию приспособительной. В пользу приспособительного характера этой реакции говорит также отсутствие ее у фермента неустойчивых популяций, не росших на обогащенных свинцом почвах, и значительное увеличение активности фермента у Клона устойчивой популяции, предварительно адаптированного к свинцу.

Поскольку все признаки устойчивости к повреждающему действию свинца карбоангидразы устойчивой популяции *M. nutans* имеются и у карбоангидраз из листьев исследованных ранее видов *Aster alpinus* из сем. *Asteraceae*, *Salvia stepposa* и *Phlomis tuberosa* из сем. *Lamiaceae*, можно предполагать, что описанный механизм защиты фермента широко распространен в растительном мире. Вполне возможно образование тонких физиолого-биохимических механизмов защиты отдельных звеньев метаболизма от избытка тяжелых металлов при формировании устойчивых популяций на обогащенных металлами почвах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева-Попова Н. В., Косицин А. В., Игошина Т. И., Ильинская Н. Л. Металлоустойчивые популяции *Aster alpinus* L. на обогащенных свинцом, цинком и медью почвах луговых степей северо-востока Башкирской АССР // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 7. С. 466—473. — *Безруков М. Г., Белоусова А. М., Сергеев В. А.* Взаимодействие металлов с белками // Успехи химии. 1982. Т. 51, № 4. С. 696—709. — *Косицин А. В., Алексеева-Попова Н. В.* Действие тяжелых металлов на растения и механизмы металлоустойчивости // Растения в экстремальных условиях минерального питания. Л.: Наука, 1983. С. 5—21. — *Косицин А. В., Игошина Т. И.* Действие комплексообразователей и цинка на карбоангидразу традесканции // Физиология растений. 1979. Т. 26. Вып. 1. С. 81—85. — *Косицин А. В., Игошина Т. И.* Действие свинца на карбоангидразу различающихся по устойчивости к нему популяций *Aster alpinus (Asteraceae)* // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 1. С. 34—41. — *Косицин А. В., Игошина Т. И., Алексеева-Попова Н. В.* Сравнительная реакция на свинец карбоангидразной активности отличающихся по устойчивости к нему популяций *Salvia stepposa* и *Phlomis tuberosa* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 4. С. 585—589. — *Косицин А. В., Халидова Г. Б.* О значении цинка для активности карбоангидразы растительного происхождения // Физиология и биохимия культ. растений. 1976. Т. 8. Вып. 2. С. 182—187. — *Парибок Т. А.* Загрязнение растений металлами и его эколого-физиологические последствия // Растения в экстремальных условиях минерального питания. Л.: Наука, 1983. С. 82—99. — *Baker A. J. M.* Metal tolerance // New Phytol. 1987. Vol. 106. Suppl. P. 93—111. — *Cox R. M., Hutchinson T. C.* The response of root acid phosphatase activity to heavy metal stress in tolerant and non-tolerant clones of two grass species // New Phytol. 1980. Vol. 86, N 4. P. 359—367. — *Foy C. D., Chaney R. L., White M. C.* The physiology of metal toxicity in plants // Ann. Rew. Plant Physiol. 1978. Vol. 29. P. 511—547. — *Grill E., Winnacker E.-L.,*

Zenk M. H. Occurrence of heavy metal binding phytochelatins in plants growing in a mining refuse area // Experientia. 1988. Vol. 44, N 6. P. 539—540. — *Itzhaki R. F., Gill D. M.* A microbiuret method for estimating proteins // Analyt. Biochem. 1964. Vol. 9, N 4. P. 401—411. — *Leblová S., Mucha A., Špirchazlová E.* Compartmentation of cadmium, copper, lead and zinc in seedlings of maize (*Zea mays* L.) and induction of metallothioneins // Biologia (ČSSR). 1986. Vol. 41, N 8. P. 777—785. — *Lolkema P. C., Donker M. N., Schouten A. J., Ernst W. H. O.* The possible role of metallothioneins in copper tolerance of *Silene cucubalis* // Planta. 1984. Vol. 162, N 2. P. 174—179. — *Štiborova M., Doubravova M., Bresinova A., Friedrich A.* Effect of heavy metal ions on growth and biochemical characteristics of photosynthesis of barley (*Hordeum vulgare* L.) // Photosynthetica. 1986. Vol. 20, N 4. P. 418—425. — *Wagner G. J., Trotter M. M.* Inducible cadmium binding complexes of cabbage and tobacco. // Plant Physiol. 1982. Vol. 69, N 2. P. 804—809.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 22 III 1989.

УДК 581.11 : 631.165 : 582.675.1 : 582.734(517.3)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 8

С. Н. Шереметьев, Л. Жаргалсайхан

ВОДНЫЙ РЕЖИМ И НАДЗЕМНАЯ ФИТОМАССА *PULSATILLA TURCZANINOVII* (*RANUNCULACEAE*) И *POTENTILLA TANACETIFOLIA* (*ROSACEAE*) В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ МНР

S. N. SHEREMETIEV, L. JARGALSAJHAN. WATER RELATIONS AND ABOVE-GROUND PHYTOMASS OF *PULSATILLA TURSZANINOVII* (*RANUNCULACEAE*) AND *POTENTILLA TANACETIFOLIA* (*ROSACEAE*) IN THE EASTERN PART OF THE MONGOLIAN PEOPLE'S REPUBLIC

Приводятся данные по сезонной динамике основных показателей водного режима и надземной фитомассы *Pulsatilla turczaninovii* и *Potentilla tanacetifolia* в ковыльно-разнотравно-вострецовом сообществе настоящей степи в восточной части МНР. Установлены количественные зависимости динамики основных элементов водного режима от колебаний внутренних и внешних факторов. Показана связь динамики надземной фитомассы с условиями среды и показателями водного режима. Приведена оценка элементов водного баланса изученных видов.

Исследования водного режима растений являются составной частью работ, проводимых Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедицией. В рамках этих работ мы изучали водный режим и надземную фитомассу некоторых видов растений настоящей степи Восточной Монголии и, в частности, *Pulsatilla turczaninovii* и *Potentilla tanacetifolia*. Целью настоящей работы является рассмотрение отдельных сторон регуляции водного режима растениями этих видов, динамики живой надземной фитомассы и элементов водного баланса.

Наблюдения за водным режимом *Pulsatilla turczaninovii* проводились ранее рядом авторов. По данным А. А. Горшковой (1966, 1970, 1971) и Л. Д. Копытовой и А. А. Горшковой (1977), интенсивность транспирации у растений этого вида в Забайкалье в среднем за сезон вегетации изменяется от 0.69 до 0.87 г/г · ч. Минимальное и максимальное значения были соответственно 0.12 и 2.11 г/г · ч. Реальный водный дефицит изменялся в среднем по годам наблюдений от 12.8 до 23.6 %. Диапазон колебаний этого показателя составлял 8.5—42.0 % (Горшкова, 1971; Горшкова и др., 1982; Горшкова, Зверева, 1982). Среднесезонные величины содержания воды в листьях растений данного вида в Забайкалье варьировали от 62.0 до 67.6 %, диапазон колебаний лежал в пределах 53.0—76.1 % (Горшкова, 1966, 1971; Копытова, Горшкова, 1977; Горшкова, Зверева, 1982). Данные об изменениях осмотического давления клеточного сока в листьях растений *Pulsatilla turczaninovii* приведены, насколько нам известно, только в работе Горшковой (1971). Согласно этим данным, осмотическое давление клеточного сока в условиях Забайкалья изменялось от 19.5 до 28.8 атм.

Данные о водном режиме *Potentilla tanacetifolia*, содержащиеся в литературе, немногочисленны. Известно, что среднедневные значения интенсивности

транспирации могут изменяться в течение вегетации в степных сообществах Забайкалья от 0.3 до 1.4 г/г · ч. Минимальная и максимальная величины этого показателя находились в пределах 0.16—2.9 г/г · ч (Горшкова, Буркова, 1955; Горшкова, 1966; Копытова, Горшкова, 1977). Содержание воды в листьях, по данным Горшковой (1966), изменялось от 55 до 84 % при варьировании среднедневных величин от 67 до 70 %. Некоторые данные по содержанию воды и интенсивности транспирации этого вида в степях Восточного Хангая содержатся в работе Н. Н. Измайловой (1986).

Pulsatilla turczaninovii Kryl. et Serg. — многолетнее травянистое растение, имеющее хорошо развитую корневую систему длинностержневого типа с глубиной проникновения корней до 70—100 см (Полюшкин, Горшкова, 1979). Этот вид широко распространен в петрофитных степях восточной части МНР: в Прихубсугулье, Восточном Хангае, Хэнтее вплоть до Прихинганья (Юнатов, 1954; Буевич, 1983).

Potentilla tanacetifolia Willd. ex Schlecht. — многолетнее травянистое длинностержнекорневое растение с корнями, проникающими в глубину до 150—200 см (Горшкова, 1966). Произрастает в степях, на остепненных лугах, среди кустарников в предгорьях и низкогорьях (Губанов, Ганболд, 1983).

Методика сбора и обработки данных, а также характеристика условий произрастания в данном местообитании опубликованы ранее (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1989). Здесь, вероятно, нужно отметить следующее. Расчеты, в результате которых были получены приведенные ниже формулы (аппроксимирующие сезонную динамику элементов водного режима), проводили по среднедневным величинам показателей водного режима (табл. 1 и 3) и соответствующим им среднедневным значениям факторов среды (см. Шереметьев, Жаргалсайхан, 1989: табл. 1). Для этих расчетов был использован множественный регрессионный анализ. Перед его проведением (в случае необходимости) переменные подвергались симметризации, в результате чего их распределение приближалось к нормальному. Существенность влияния каждой из независимых переменных на отклик (зависимую переменную) оценивалась с помощью критерия Фишера (Лиепа, 1973). Переменные, влияние которых было признано недостоверным, исключались из уравнения и расчеты проводили вновь.

Результаты и обсуждение

Pulsatilla turczaninovii

Интенсивность транспирации у растений данного вида была не очень высока и составляла в среднем за сезон в 1984 г. 0.443 г/г · ч, в 1985 г. — 0.531 г/г · ч (табл. 1). Типичный минимум ($q_{0.1}$) в первый год наблюдений за водным режимом растений был равен 0.165 г/г · ч, во второй — 0.247 г/г · ч (табл. 2); типичные максимумы ($q_{0.9}$) были соответственно 0.773 и 0.818 г/г · ч; т. е. характер варьирования величин интенсивности транспирации не очень сильно различался по годам наблюдений. Вместе с тем скорость испарения воды во второй год наблюдений была несколько выше, что, на первый взгляд, должно быть связано с большей влажностью почвы в этом году.

Однако расчеты показали, что сезонная динамика интенсивности транспирации в большей степени связана с колебаниями внутренних факторов, чем с изменениями влажности почвы (R^2=0.619; рис. 1):

$$y_1=1.749-2.746\exp\{-0.013x_1\}(x_2-20.17)^{0.066},$$

где y_1 — расчетные значения интенсивности транспирации, г/г · ч; x_1 — содержание воды в листьях растений, %; x_2 — осмотическое давление клеточного сока листьев, $\times 10^{-1}$ МПа.

ТАБЛИЦА 1

Среднедневные величины интенсивности транспирации (ИТ, г/г·ч), реального водного дефицита (РВД, %), содержания воды (СВ, %) и осмотического давления клеточного сока (ОД,$\times 10^{-1}$ МПа) в листьях *Pulsatilla turczaninovii*

Дата	ИТ		РВД		СВ		ОД	
	n	$\bar{x}\pm S_{\bar{x}}$	n	$\bar{x}\pm S_{\bar{x}}$	n	$\bar{x}\pm S_{\bar{x}}$	n	$\bar{x}\pm S_{\bar{x}}$
26 VI 1984	24	0.611±0.044	24	19.8±0.9	24	72.6±0.3	3	22.0±0.8
30 VI 1984	24	0.603±0.041	24	18.8±0.6	24	69.5±0.4	3	23.2±0.5
04 VII 1984	24	0.415±0.029	22	16.4±1.1	24	69.0±0.8	3	25.8±1.2
09 VII 1984	24	0.524±0.037	24	13.0±0.7	24	68.7±0.3	3	22.6±1.4
15 VII 1984	24	0.588±0.033	24	11.7±0.6	24	68.6±0.7	3	23.8±1.7
22 VII 1984	24	0.504±0.046	24	15.8±0.6	24	68.4±0.4	3	28.7±1.6
28 VII 1984	24	0.217±0.017	24	20.1±0.9	24	64.6±0.4	3	30.4±3.8
01 VIII 1984	24	0.221±0.015	24	26.4±1.0	24	61.7±0.4	3	40.0±3.3
06 VIII 1984	20	0.276±0.023	18	24.0±1.7	18	61.3±0.3	3	38.0±2.9
Средние	212	0.443±0.011	208	18.3±0.3	210	67.3±0.2	27	28.3±0.7
06 VII 1985	26	0.524±0.044	26	11.0±0.4	26	69.0±0.3	3	22.2±0.5
10 VII 1985	26	0.530±0.042	26	13.9±0.6	26	65.9±0.4	3	22.7±1.2
18 VII 1985	26	0.483±0.041	26	9.4±0.4	26	65.2±0.5	3	21.4±0.4
24 VII 1985	26	0.527±0.036	25	10.0±0.4	26	66.6±0.6	3	20.8±0.6
31 VII 1985	24	0.448±0.030	24	7.1±0.2	24	67.5±0.5	3	23.3±1.1
09 VIII 1985	24	0.500±0.047	24	9.1±0.4	24	65.1±0.6	3	21.9±0.8
13 VIII 1985	26	0.749±0.055	26	11.7±0.5	26	66.1±0.5	3	21.7±0.7
18 VIII 1985	26	0.518±0.033	26	11.9±0.7	26	64.3±0.4	—	—
26 VIII 1985	26	0.492±0.047	25	12.1±0.8	26	66.3±0.6	3	25.8±1.3
Средние	230	0.531±0.014	228	10.7±0.2	230	66.2±0.2	24	22.5±0.3

Примечание. n — число наблюдений, $\bar{x}\pm S_{\bar{x}}$ — средняя и ее ошибка.

Средние относительная и квадратическая ошибки аппроксимации (равные соответственно 13.1 и 16.3 %) значительно ниже принятого в экологических исследованиях уровня 25 % (Гильманов, 1978). Наибольшее влияние на

ТАБЛИЦА 2

Квантильная характеристика интенсивности транспирации (ИТ, г/г·ч), реального водного дефицита (РВД, %), содержания воды (СВ, %) и осмотического давления клеточного сока (ОД, $\times 10^{-1}$ МПа) листьев *Pulsatilla turczaninovii*

Показатели	Годы	Квантили					$q_{0.9}-q_{0.1}$, амплитуда
		$q_{0.1}$	$q_{0.25}$	$q_{0.5}$	$q_{0.75}$	$q_{0.9}$	
ИТ	1984	0.165	0.256	0.421	0.589	0.773	0.608
	1985	0.247	0.370	0.529	0.671	0.818	0.571
	1984—1985	0.197	0.305	0.482	0.640	0.794	0.597
РВД	1984	10.8	14.0	17.7	22.1	27.1	16.3
	1985	7.0	8.5	10.4	12.4	15.2	8.2
	1984—1985	7.5	10.0	13.1	17.8	23.1	15.6
СВ	1984	61.3	64.3	67.7	70.2	72.4	11.1
	1985	62.6	64.2	66.1	68.0	69.0	7.4
	1984—1985	62.1	64.4	66.6	69.1	71.4	9.3
ОД	1984	20.9	22.8	25.8	33.0	40.6	19.7
	1985	20.5	21.0	21.9	23.1	25.6	5.1
	1984—1985	20.6	21.9	23.1	26.6	34.3	13.7

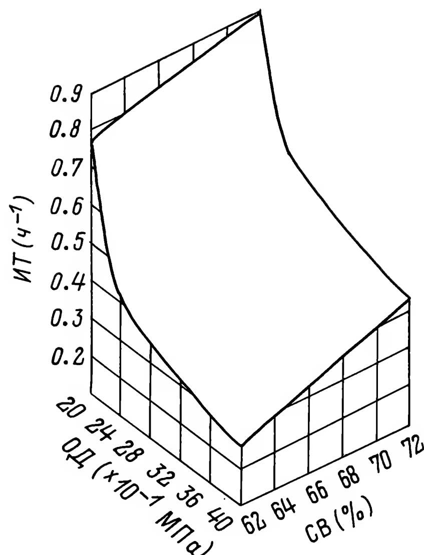


Рис. 1. Зависимость интенсивности транспирации (ИТ) *Pulsatilla turczaninovii* от осмотического давления клеточного сока (ОД) и содержания воды в листьях (СВ).

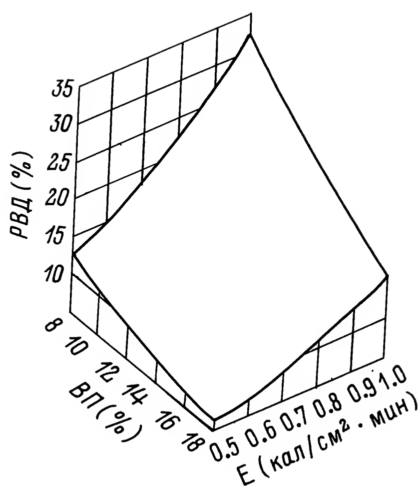


Рис. 2. Зависимость реального водного дефицита (РВД) в листьях *Pulsatilla turczaninovii* от влажности почвы (ВП) и освещенности (Е).

динамику интенсивности транспирации оказывают колебания осмотического давления клеточного сока (вес влияния этого показателя, определенный по методу И. Я. Лиепы, 1973, составляет 42.6 %), заметно меньшее — изменения оводненности листьев (19.3 %). Увеличение осмотического давления клеточного сока до 28×10^{-1} МПа сопровождается очень быстрым снижением скорости испарения воды. При дальнейшем увеличении осмотического давления интенсивность транспирации снижается гораздо медленнее (рис. 1).

Реальный водный дефицит в листьях растений данного вида очень сильно различался по годам наблюдений. В относительно более сухом 1984 г. среднесезонная величина этого показателя была равна 18.3 %. В следующем году она составляла 10.7 % (табл. 1). Такие же различия наблюдались и в амплитудах колебаний дефицита насыщения в разные годы наблюдений. В 1985 г. амплитуда составляла 8.3 %. В 1984 г. она была почти в 2 раза больше, в основном за счет преобладания более высоких величин водного дефицита (табл. 2).

Сезонная динамика водного дефицита связана с колебаниями влажности почвы и инсоляции. Несмотря на то что парная корреляция этого элемента водного режима с дефицитом влажности воздуха достаточно высока (r=0.820), при учете совместного действия всех факторов среды на водный дефицит в листьях растений влажность воздуха пришлось исключить из уравнения ввиду недостоверности влияния этого показателя. Уравнение множественной регрессии для реального водного дефицита имеет следующий вид (R^2=0.860; рис. 2):

$$y_2 = 9.115 \exp\{-0.074 x_3 + 1.860 x_4\},$$

где y_2 — расчетные значения реального водного дефицита, %; x_3 — влажность почвы, %; x_4 — освещенность, кал/см^2 · мин.

Средние относительная и квадратическая ошибки аппроксимации равны соответственно 10.8 и 12.9 %. Вес влияния влажности почвы на динамику реального водного дефицита составляет 55.5 %, освещенности — 30.6 %. Усиле-

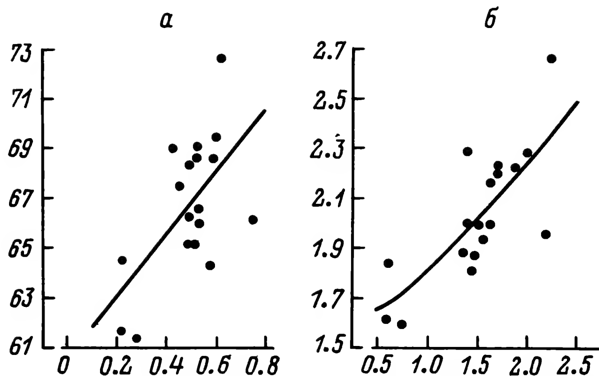


Рис. 3. Зависимость содержания воды в листьях *Pulsatilla turczaninovii* от интенсивности транспирации.

По оси абсцисс — интенсивность транспирации в пересчете на сырой (*а*) и сухой (*б*) вес листьев, г/г · ч; по оси ординат — содержание воды в листьях в пересчете на сырой (*а*, %) и сухой (*б*, 1 г воды на 1 г сухой массы) вес листьев.

ние сухости почвы при низкой среднедневной освещенности (0.5 кал/см^2 · мин) сопровождается незначительным увеличением реального водного дефицита (на 6—8 %). Такое же усиление сухости при высокой освещенности (1.0 кал/см^2 · мин) сопровождается значительным (на 15—17 %) увеличением водного дефицита в листьях растений. Не совсем ясно, каким образом освещенность (в данном случае) оказывает влияние на дефицит насыщения в листьях. Единственно приемлемым, на наш взгляд, объяснением может служить следующее. Уменьшение влажности почвы сопровождается, как правило, снижением влажности приземного слоя почвы и уменьшением количества выпадающей росы. В таком случае усиление инсоляции будет препятствовать усвоению растениями конденсационной влаги тем больше, чем выше дефицит влажности воздуха и меньше влажность почвы, способствуя быстрому испарению влаги с поверхности листьев. Это может в какой-то степени косвенно подтверждаться тем, что колебания дефицита насыщения листьев растений не коррелируют с их оводненностью.

Содержание воды в листьях растений данного вида было сравнительно высоким в оба сезона наблюдений. В 1984 г. оно составляло в среднем 67.3 %, в 1985 — 66.2 % (табл. 1). Типичный минимум ($q_{0.1}$) этого элемента водного режима не был ниже 61 %, а типичный максимум ($q_{0.9}$) достигал 72 %. Амплитуда колебаний составляла 11 % (табл. 2).

Сезонные изменения содержания воды в листьях растений не коррелируют с колебаниями учтенных нами факторов среды. Не удалось также найти связи оводненности листьев с другими элементами водного режима растений, кроме интенсивности транспирации. Причем связь содержания воды с интенсивностью транспирации наилучшим образом проявляется при расчете обоих показателей не на сырой, а на сухой вес листьев. В первом случае эта зависимость выглядит следующим образом (r=0.617; рис. 3, *а*):

$$y_3=60.5+12.861x_5,$$

где y_3 — содержание воды в листьях растений в пересчете на сырой вес, %; x_5 — интенсивность транспирации в пересчете на сырой вес листьев, г/г · ч.

Во втором случае эта зависимость имеет следующий вид (r=0.762; рис. 3, *б*):

$$y_4=1.483 \exp \{0.208x_6\},$$

где y_4 — содержание воды в листьях растений в пересчете на сухую массу, 1 г воды на 1 г сухой массы; x_6 — интенсивность транспирации в пересчете на сухую массу листьев, г/г · ч.

Возникает вопрос, отражает ли эта связь реальную зависимость оводненности листьев от интенсивности транспирации? По нашему мнению, на этот вопрос можно ответить утвердительно. Интенсивность транспирации через осмотическое давление клеточного сока связана с влажностью почвы. При уменьшении

количества влаги в почве интенсивность транспирации снижается. При этом, вероятно, уменьшается количество влаги, поглощаемой корнями растений. Если скорость поглощения воды корнями растений снижается быстрее, чем интенсивность транспирации, то должно иметь место уменьшение содержания воды в листьях. И, наоборот, при достаточном количестве влаги в почве усиление поглощающей деятельности корней может опережать скорость испарения воды листьями растений. Это в свою очередь должно привести к увеличению оводненности листьев. Таким образом, наличие довольно длинной цепочки связей маскирует зависимость содержания воды в листьях от влажности почвы. Эта зависимость, по-видимому, определяется дисбалансом между поглощением и испарением воды растениями при изменениях экологической обстановки.

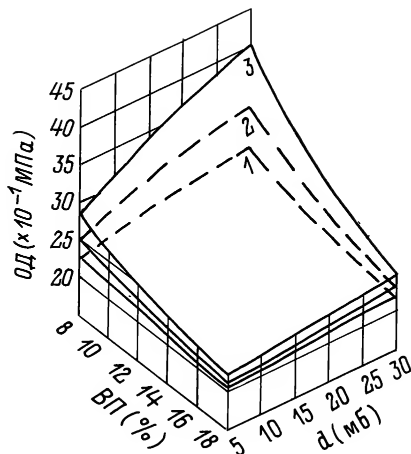


Рис. 4. Зависимость осмотического давления клеточного сока (ОД) в листьях *Pulsatilla turczaninovii* от влажности почвы (ВП) и дефицита влажности воздуха (*d*) при разных уровнях интенсивности транспирации.

1 — 0.7; *2* — 0.45; *3* — 0.2 г/г · ч.

Осмотическое давление клеточного сока является очень отзывчивым на условия увлажнения экотопа элементом водного режима данного вида. Так, в относительно более сухом 1984 г. средняя за сезон величина осмотического давления составляла 28.3×10^{-1} МПа, в 1985 г. — 22.5×10^{-1} МПа (табл. 1). Наибольшие различия проявились в характере варьирования этого показателя в разные годы наблюдений. В 1984 г. амплитуда колебаний осмотического давления была равна 19.7×10^{-1} МПа. В 1985 г. амплитуда не превышала 5.1×10^{-1} МПа, т. е. была почти в 4 раза меньше, чем в предыдущем году (табл. 2).

Расчеты показывают, что осмотическое давление клеточного сока определяется в основном влажностью почвы и воздуха и, кроме того, интенсивностью транспирации (R^2=0.797; рис. 4):

$$y_5 = 20.2 + 3.053 \exp\{-0.139 x_3\} (1.749 - x_5)^3 x_7^{0.5},$$

где y_5 — расчетные значения осмотического давления клеточного сока листьев, $\times 10^{-1}$ МПа; x_7 — дефицит влажности воздуха, мб.

Средние относительная и квадратическая ошибки аппроксимации равны соответственно 5.4 и 8.4 %. Вес влияния влажности почвы (41.3 %) и дефицита влажности воздуха (14.5 %) на осмотическое давление клеточного сока составляет в сумме 55.8 %. Вес влияния интенсивности транспирации — 24 %. Влияние условий увлажнения экотопа на осмотическое давление не вызывает сомнений. В наиболее засушливые периоды вегетации осмотическое давление может увеличиваться за счет задержки оттока осмотически активных веществ, усиления гидролиза полисахаридов и белков (Жолкевич, 1968; Кушниренко, 1975, и др.). Влияние интенсивности транспирации на уровень осмотического давления клеточного сока при изменении условий увлажнения менее очевидно. С одной стороны, увеличение осмотического давления ограничивает скорость испарения воды растениями. С другой стороны, уменьшение интенсивности транспирации (в условиях дефицита почвенной и атмосферной влаги) является следствием уменьшения транспирационного тока и, следовательно, количества поглощаемой корнями растений влаги. Это в свою очередь приводит к еще большему увеличению осмотического давления клеточного сока. Следствием такого взаимовлияния концентрации осмотически активных веществ в листьях

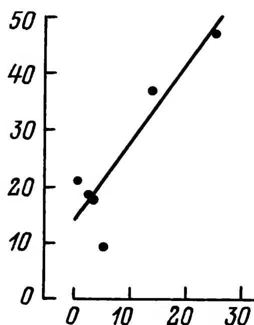


Рис. 5. Зависимость погодичной динамики живой надземной фитомассы *Pulsatilla turczaninovii* от количества осадков.

По оси абсцисс — осадки, мм, выпавшие в мае текущего года; по оси ординат — надземная фитомасса, кг/га.

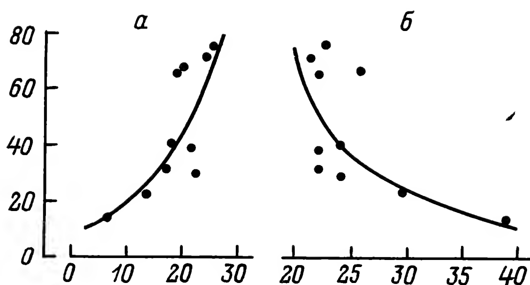


Рис. 6. Зависимость сезонной динамики живой надземной фитомассы *Pulsatilla turczaninovii* от колебаний интенсивности транспирации и осмотического давления клеточного сока.

По оси абсцисс — интенсивность транспирации (*а*, г/г · день), осмотическое давление клеточного сока (*б*, $\times 10^{-1}$ МПа); по оси ординат — надземная фитомасса, кг/га.

растений и скорости испарения ими влаги явилось значительное увеличение амплитуды колебаний осмотического давления клеточного сока в относительно более сухом 1984 г.

Таким образом, условия увлажнения оказывают существенное влияние на водный дефицит в листьях растений и осмотическое давление клеточного сока. Если первый из этих двух элементов не играет существенной роли в регуляции водного режима растений, то второй, изменяясь в соответствии с колебаниями увлажнения экотопа, контролирует скорость испарения воды и оводненность листьев.

Динамику надземной фитомассы *Pulsatilla turczaninovii* изучали в 1982—1986 гг. Укосы живой надземной фитомассы проводили с периодичностью 10 дней в пятикратной повторности с учетных площадок размером 1 м^2. Растения данного вида принимали незначительное участие в сложении сообщества, обычно менее 2—4 % от общей массы травостоя.

Погодичная динамика живой надземной фитомассы связана с осадками, выпадающими в мае (r=0.874; рис. 5). Этот факт, возможно, определяется тем, что отрастание листьев у растений этого вида начинается во второй декаде мая.

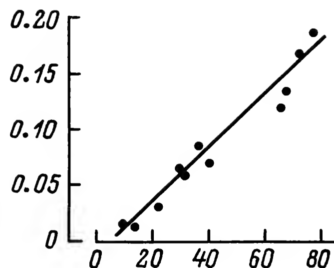
Сезонные колебания надземной фитомассы в определенной степени связаны с состоянием водного режима растений и не зависят от изменений факторов среды (во всяком случае, мы такую зависимость не обнаружили). В наибольшей степени сезонная динамика живой надземной фитомассы (при ее величинах, превышающих 1 г/м^2 или 10 кг/га) связана с колебаниями осмотического давления клеточного сока (r=—0.875; рис. 6, *б*) и скорости испарения воды растениями (r=0.798; рис. 6, *а*). Если обратиться к данным по водному режиму растений, то можно увидеть, что увеличение накопления осмотически активных веществ происходит при увеличении сухости воздуха и почвы. В этих же условиях происходит снижение скорости испарения воды растениями.

Таким образом, можно заключить, что сезонная динамика продуктивности живой надземной фитомассы *Pulsatilla turczaninovii* определенным образом связана с состоянием водного режима растений. Несмотря на то что не удается выявить прямой зависимости этой динамики от колебаний увлажнения экотопа, она довольно отчетливо прослеживается косвенно через один из основных элементов водного режима — осмотическое давление клеточного сока в листьях растений.

Расход воды растениями данного вида определяется в основном не скоростью ее испарения, а величиной надземной фитомассы (r=0.974; рис. 7). Исходя из этого мы рассчитали элементы водного баланса *Pulsatilla turczaninovii* за весь

Рис. 7. Зависимость расхода воды растениями *Pulsatilla turczaninovii* от живой надземной фитомассы.

По оси абсцисс — надземная фитомасса, кг/га; по оси ординат — расход воды растениями, мм/день.



период наблюдений за динамикой надземной фитомассы. Согласно этим данным, растения испаряют за вегетационный период от 0.5 до 6.0 мм или 1.5—4.0 % от общего расхода воды из слоя почвы 0—30 см.

Potentilla tanacetifolia

Интенсивность транспирации растений данного вида изменялась в довольно широких пределах. Средняя за сезон вегетации 1984 г. величина скорости испарения воды составляла 0.569 г/г · ч, в 1985 г. — 0.734 г/г · ч (табл. 3). Типичные максимумы ($q_{0.9}$) этого показателя в соответствующие годы были

ТАБЛИЦА 3

Среднедневные величины интенсивности транспирации (ИТ, г/г·ч), реального водного дефицита (РВД, %), содержания воды (СВ, %) и осмотического давления клеточного сока (ОД,$\times 10^{-1}$ МПа) в листьях *Potentilla tanacetifolia*

Дата	ИТ		РВД		СВ		ОД	
	n	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	n	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	n	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	n	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$
30 VI 1984	24	0.751±0.040	24	24.8±1.2	24	65.5±0.7	3	22.0±0.5
04 VII 1984	24	0.604±0.034	24	25.5±1.4	24	62.8±0.3	3	25.2±0.9
09 VII 1984	24	0.735±0.045	24	21.3±1.5	24	62.6±0.4	3	23.6±0.4
15 VII 1984	24	0.935±0.036	24	22.7±1.3	24	64.0±0.5	3	23.0±1.8
22 VII 1984	24	0.609±0.036	22	25.8±1.4	22	64.8±0.4	3	26.2±0.7
28 VII 1984	24	0.258±0.027	24	25.1±1.1	24	63.1±0.4	3	29.1±1.5
01 VIII 1984	24	0.187±0.011	24	29.9±1.1	24	60.6±0.3	3	28.1±1.5
06 VIII 1984	20	0.454±0.029	20	35.2±1.0	20	59.7±0.5	3	26.6±1.8
Средние	188	0.569±0.012	186	26.1±0.4	186	62.9±0.2	24	25.5±0.4
06 VII 1985	26	0.954±0.060	26	19.7±0.6	26	67.3±0.5	3	19.5±0.7
10 VII 1985	26	0.606±0.026	26	23.9±0.6	26	63.7±0.4	3	20.1±0.2
18 VII 1985	26	0.709±0.050	26	19.3±1.0	26	64.0±0.5	3	19.3±0.2
24 VII 1985	26	0.891±0.067	26	20.0±1.3	26	65.1±0.5	3	17.3±1.1
31 VII 1985	24	0.682±0.046	24	16.6±0.8	24	66.5±0.5	3	18.9±0.9
09 VIII 1985	24	0.666±0.060	24	21.5±1.0	24	63.2±0.5	3	16.5±0.3
13 VIII 1985	26	0.800±0.043	26	24.9±0.9	26	63.6±0.4	3	22.5±0.7
18 VIII 1985	26	0.674±0.041	26	22.7±0.7	26	63.8±0.5	—	—
26 VIII 1985	26	0.618±0.039	26	21.2±0.8	26	65.6±0.4	3	24.9±0.9
Средние	230	0.734±0.016	230	21.1±0.3	230	64.8±0.2	24	19.9±0.3

равны 0.957 и 1.130 г/г · ч. Амплитуда колебаний интенсивности транспирации составляла 0.780 г/г · ч (табл. 4).

Как видно из приведенных данных (табл. 3, 4), наибольшие величины интенсивности транспирации наблюдались в более влажном 1985 г. Расчеты подтвердили, что скорость испарения воды зависит в основном от влажности почвы и в меньшей степени от содержания воды в листьях растений (R^2=0.725; рис. 8):

$$y_1 = 1.954 - 13.614 \exp\{-0.027x_1 - 0.031x_2\},$$

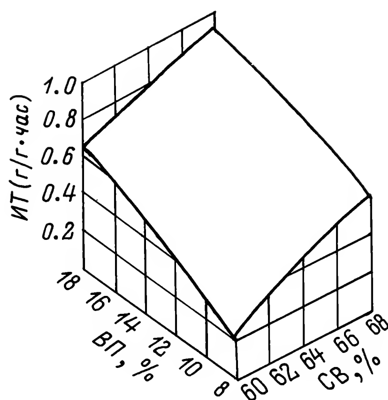


Рис. 8. Зависимость интенсивности транспирации (ИТ) *Potentilla tanacetifolia* от влажности почвы (ВП) и содержания воды в листьях (СВ).

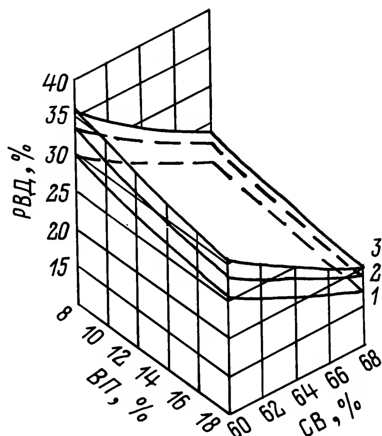


Рис. 9. Зависимость реального водного дефицита (РВД) в листьях *Potentilla tanacetifolia* от влажности почвы (ВП) и содержания воды в листьях (СВ) при разных уровнях дефицита влажности воздуха.

1 — 5; *2* — 15; *3* — 30 мб.

где y_1 — расчетные значения интенсивности транспирации, г/г · ч; x_1 — влажность почвы, %; x_2 — содержание воды в листьях растений, %.

Средние относительная и квадратическая ошибки аппроксимации равны соответственно 17.5 и 24.4 %. Наибольшее влияние на динамику интенсивности транспирации оказывают колебания влажности почвы (47.7 %). Несколько меньшее (24.8 %) — колебания содержания воды в листьях растений. Из формулы и рис. 8 видно, что по мере увеличения количества влаги в почве и листьях растений интенсивность транспирации увеличивается и достигает 0.94 г/г · ч при наибольшей в данных условиях произрастания влажности почвы и листьев растений.

Реальный водный дефицит был не очень велик и составлял в среднем за сезон в 1984 г. 26.1 %, в 1985 г. — 21.1 % (табл. 3). Типичный максимум в первый год наблюдений не превышал 35.1 % при амплитуде варьирования

ТАБЛИЦА 4

Квантильная характеристика интенсивности транспирации (ИТ, г/г·ч), реального водного дефицита (РВД, %), содержания воды (СВ, %) и осмотического давления клеточного сока (ОД, $\times 10^{-1}$ МПа) листьев *Potentilla tanacetifolia*

Показатели	Годы	Квантили					$q_{0.9}-q_{0.1}$, амплитуда
		$q_{0.1}$	$q_{0.25}$	$q_{0.5}$	$q_{0.75}$	$q_{0.9}$	
ИТ	1984	0.179	0.325	0.556	0.808	0.957	0.778
	1985	0.399	0.524	0.708	0.925	1.130	0.731
	1984—1985	0.266	0.440	0.649	0.870	1.043	0.777
РВД	1984	17.1	21.3	26.3	31.3	35.1	18.0
	1985	15.0	18.2	21.2	24.5	27.7	12.7
	1984—1985	15.6	19.0	22.8	27.7	31.9	16.3
СВ	1984	59.4	61.0	62.8	64.7	66.3	6.9
	1985	61.5	62.8	64.4	66.6	68.6	7.1
	1984—1985	60.5	62.0	63.8	65.7	67.9	7.4
ОД	1984	22.1	23.1	25.5	27.2	30.0	7.9
	1985	16.5	18.0	19.5	21.0	23.9	7.4
	1984—1985	17.3	19.5	22.7	25.8	28.5	11.1

признака 18.0 %. Несколько меньшими (на 6—8 %) эти величины были во второй год наблюдений (табл. 4).

Сезонная динамика водного дефицита определялась в основном колебаниями оводненности листьев, а также изменениями влажности воздуха и почвы (R^2=0.803; рис. 9):

$$y_2 = \exp\{6.425 - 0.016x_1 - 0.051x_2\}\, x_3^{0.1},$$

где y_2 — расчетные значения реального водного дефицита, %; x_3 — дефицит влажности воздуха, мб.

Средние относительная и квадратическая ошибки аппроксимации равны 7.1 и 8.5 %. Наибольшее влияние на колебания водного дефицита оказывают изменения содержания воды в листьях (43.6 %). Воздействие влажности почвы (23.4 %) и дефицита влажности воздуха (13.3 %) заметно уступает влиянию оводненности листьев на дефицит насыщения. Но поскольку содержание воды в листьях в конечном итоге также определяется влажностью почвы через транспирационный ток (благодаря, как можно предположить, наличию дисбаланса между испарением и поглощением воды корнями растений), то можно сказать, что сезонные колебания водного дефицита в листьях растений зависят в общем от колебаний влажности почвы и воздуха. Однако это влияние проявляется более мягко, опосредованно через изменения оводненности листьев. Поэтому, вероятно, у данного вида не наблюдается таких резких скачков водного дефицита, как, например, у полыни холодной (Шереметьев, 1989).

Содержание воды в листьях растений данного вида является довольно стабильным показателем. Амплитуда его колебаний за оба года наблюдений не превышала 7.4 % (табл. 4). При этом оводненность листьев поддерживалась на сравнительно высоком уровне. В 1984 г. среднесезонная величина содержания воды составляла 62.9 %, в 1985 г. — 64.8 % (табл. 3).

Сезонная динамика содержания воды не связана непосредственно с колебаниями влажности почвы. Вариация данного показателя обусловлена изменениями водного дефицита в листьях растений и скоростью испарения ими воды (R^2=0.664; рис. 10):

$$y_3 = 86.2 - 6.841 \ln x_4 - 3.424 \ln (1.954 - x_5),$$

где y_3 — расчетные значения содержания воды в листьях, %; x_4 — реальный водный дефицит, %; x_5 — интенсивность транспирации, г/г · ч.

Средние относительная и квадратическая ошибки аппроксимации равны соответственно 1.4 и 1.7 %. Наибольшее влияние на содержание воды в листьях оказывает реальный водный дефицит (48.9 %), меньшее (17.5 %) — интенсивность транспирации. Как было показано выше, колебания оводненности листьев оказывают существенное влияние на реальный водный дефицит. Последний показатель, как видно из приведенной формулы и рис. 10, в свою очередь воздействует на содержание воды в листьях. Здесь, по-видимому, очень трудно выделить причину и следствие. Но можно предположить, что оводненность листьев опосредованно, через другие элементы водного режима (в данном случае это интенсивность транспирации и дефицит насыщения), связана с колебаниями влажности почвы. Изменения влажности почвы приводят к соответствующим изменениям реального водного дефицита и интенсивности транспирации. Например, уменьшение количества влаги в почве может приводить к сокращению ее поглощения корнями растений, уменьшению скорости и плотности транспирационного тока. Если при этом снижение скорости испарения воды отстает от снижения скорости ее поглощения корнями, то развивается водный дефицит и как следствие этого снижается оводненность листьев.

Осмотическое давление клеточного сока незначительно изменялось в течение всего периода наблюдений за растениями данного вида. Амплитуда

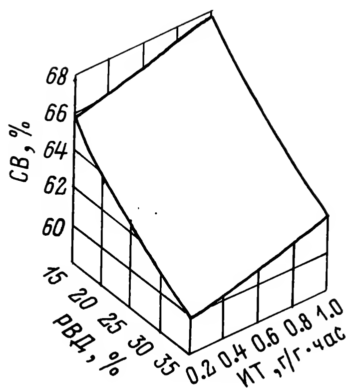


Рис. 10. Зависимость содержания воды (СВ) в листьях *Potentilla tanacetifolia* от реального водного дефицита (РВД) и интенсивности транспирации (ИТ).

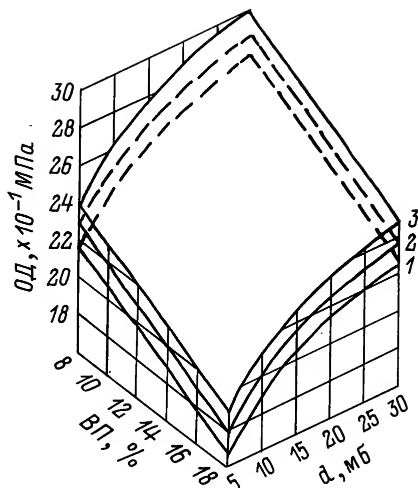


Рис. 11. Зависимость осмотического давления клеточного сока (ОД) в листьях *Potentilla tanacetifolia* от влажности почвы (ВП) и дефицита влажности воздуха (*d*) при разных уровнях содержания воды в листьях.

1 — 68; *2* — 64; *3* — 60 %.

колебаний этого показателя в 1984 г. не превышала 7.9×10^{-1} МПа, в 1985 г. — 7.4×10^{-1} МПа (табл. 4). Среднесезонная величина осмотического давления составляла в 1984 г. 25.5×10^{-1} МПа, в 1985 г. — 19.9×10^{-1} МПа (табл. 3), а типичный максимум не превышал 30.0×10^{-1} МПа.

Сезонная динамика осмотического давления клеточного сока реализуется под воздействием колебаний влажности почвы и воздуха, а также оводненности листьев растений (R^2=0.794; рис. 11):

$$y_4=39.4-0.496x_1-0.281x_2+3.304\ \ln x_3,$$

где y_4 — расчетные значения осмотического давления клеточного сока, $\times10^{-1}$ МПа.

Средние относительная и квадратическая ошибки аппроксимации равны 5.9 и 7.3 %. Влажность почвы оказывает наибольшее влияние (39.6 %) на осмотическое давление, дефицит влажности воздуха — несколько меньшее (32.1 %). Суммарное воздействие влажности воздуха и почвы обусловливает подавляющую часть (71.7 %) объясненной вариации рассматриваемого показателя водного режима. Влияние на него оводненности листьев незначительно (7.8 %), но статистически достоверно. При уменьшении в ходе вегетации влажности почвы и воздуха (и соответствующем снижении содержания воды в листьях) происходит довольно быстрое накопление осмотически активных веществ, однако осмотическое давление при этом редко превышает 30×10^{-1} МПа. Характерно, что происходящие изменения этого элемента водного режима не оказывают заметного влияния на другие его показатели.

Таким образом, можно отметить, что интенсивность транспирации, реальный водный дефицит, осмотическое давление клеточного сока тесно связаны в своих сезонных изменениях с колебаниями влажности почвы и воздуха. Оводненность листьев связана, по-видимому, с этими колебаниями опосредованно. Эта связь проявляется через скорость испарения воды и реальный водный дефицит, а реализуется, на наш взгляд, благодаря возникновению в ходе вегетации дисбаланса между поглощением и выделением растениями влаги по мере изменений увлажненности экотопа. В свою очередь колебания содержания воды в листьях оказывают определенное влияние и на сезон-

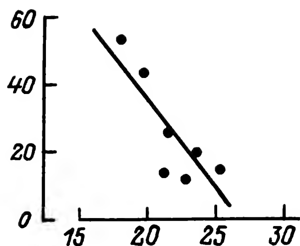


Рис. 12. Зависимость погодичной динамики живой надземной фитомассы *Potentilla tanacetifolia* от количества осадков.

По оси абсцисс — осадки, мм, выпавшие в августе—сентябре предшествующего года; по оси ординат — надземная фитомасса, кг/га.

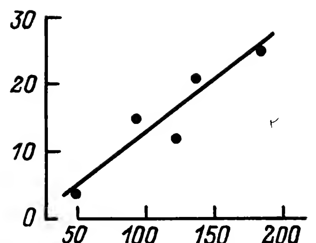


Рис. 13. Зависимость сезонной динамики живой надземной фитомассы *Potentilla tanacetifolia* от реального водного дефицита.

По оси абсцисс — реальный водный дефицит, %; по оси ординат — надземная фитомасса, кг/га.

ную динамику других элементов водного режима растений данного вида.

Надземная фитомасса *Potentilla tanacetifolia* вносит лишь незначительный вклад в сложение ковыльно-разнотравно-вострецового сообщества. Почти в 80 % случаев масса этого вида составляет менее 2 % от массы всего травостоя и только в 15 % случаев — от 2 до 4 %.

$$y_5 = -0.012 + 0.034x_6,$$

Погодичная динамика надземной фитомассы данного вида связана с осадками августа—сентября предшествующего года ($r=0.919$; рис. 12). В это же время у *Potentilla tanacetifolia* формируются почки. Поскольку этот вид — растение моноподиальное, основную часть его фитомассы образуют относительно мощные (по сравнению с вегетативными) генеративные побеги, которые закладываются в почках осенью (устное сообщение И. В. Борисовой). На количество закладывающихся почек и влияют осадки, выпадающие в это время года.

Сезонная динамика надземной фитомассы *Potentilla tanacetifolia* не связана по нашим расчетам с изменениями факторов среды. Вместе с тем можно отметить, что колебания надземной фитомассы этого вида (при ее величинах, превышающих 1 г/м^2) зависят от реального водного дефицита в листьях растений ($r=-0.793$; рис. 13). Можно предположить, что ухудшение условий произрастания (увеличение сухости воздуха и почвы) сказывается на уменьшении надземной фитомассы данного вида в результате снижения интенсивности водообмена и возрастания водного дефицита в листьях растений.

Расход воды растениями данного вида зависит от величины их надземной фитомассы ($r=0.965$):

$$y_5 = -0.012 + 0.034x_6,$$

где y_5 — расход воды, мм/день; x_6 — надземная фитомасса, кг/га.

Отсюда можно рассчитать динамику расхода воды растениями по имеющимся за несколько лет наблюдений данным по динамике их надземной фитомассы. Эти расчеты показывают, что растения испаряют от 0.8 до 2.7 % от общего расхода воды из почвенного слоя 0—30 см.

Таким образом, динамика элементов водного режима *Pulsatilla turczaninovii* и *Potentilla tanacetifolia* во многих случаях довольно тесно связана с динамикой влажности воздуха и почвы. В некоторых случаях эти связи могут быть объяснены наличием дисбаланса между поглощением и выделением воды растениями. Для обоих видов характерно влияние элементов водного режима (а следовательно, и общего состояния водного обмена) на сезонную динамику живой надземной фитомассы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буевич З. Г. Жизненные формы растений // Горная лесостепь Восточного Хангая (МНР). Природные условия (сомон Тэвшрулэх). М.: Наука, 1983. С. 130—135. — *Гильманов Т. Г.* Математическое моделирование биогеохимических циклов в травяных экосистемах. М.: Изд-во МГУ, 1978. 168 с. — *Горшкова А. А.* Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М.: Наука, 1966. 274 с. — *Горшкова А. А.* Эколого-морфологические особенности и водный режим степных растений Забайкалья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1970. 58 с. — *Горшкова А. А.* Экология водного режима степных растений Забайкалья // Экология флоры Забайкалья. Иркутск: Изд-во СО АН СССР, 1971. С. 5—113. — *Горшкова А. А., Буркова В. М.* Интенсивность транспирации у степных растений Бурят-Монгольской АССР // Бот. журн. 1955. Т. 40, № 5. С. 709—715. — *Горшкова А. А., Зверева Г. К.* Экология степных сообществ Центральной Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск: Наука, 1982. С. 19—41. — *Горшкова А. А., Яблокова Л. П., Назын-Оол О. А.* Основные черты водного режима степных растений Тувы // Растительные сообщества Тувы. Новосибирск: Наука, 1982. С. 140—154. — *Губанов И. А., Ганболд Э.* Сосудистые растения // Флора Восточного Хангая (МНР). М.: Наука, 1983. С. 102—163. — *Жолкевич В. Н.* Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М.: Наука, 1968. 230 с. — *Измайлова Н. Н.* Водный режим // Степи Восточного Хангая. М.: Наука, 1986. С. 99—126. — *Копытова Л. Д., Горшкова А. А.* Запас воды в сообществах и расход воды на транспирацию растений // Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1977. С. 53—94. — *Кушниренко М. Д.* Физиология водообмена и засухоустойчивости плодовых растений. Кишинев: Штиинца, 1975. 217 с. — *Лиепа И. Я.* К оценке математической модели // Учен. зап. Латв. Гос. ун-та. 1973. Т. 181. С. 70—76. — *Полюшкин А. П., Горшкова А. А.* Способность степных пастбищных растений к отрастанию // Биоморфология и продуктивность степных растений Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1979. С. 50—116. — *Шереметьев С. Н.* Экологическая характеристика водного режима *Iris dichotoma* (*Iridaceae*) и *Artemisia frigida* (*Asteraceae*) в восточной части МНР // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 11. С. 1651—1659. — *Шереметьев С. Н., Жаргалсайхан Л.* Водный режим и надземная фитомасса *Stipa krylovii* (*Poaceae*) в восточной части МНР // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 6. С. 856—866. — *Юнатов А. А.* Кормовые растения пастбищ и сенокосов МНР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 351 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт ботаники АН МНР,
Улан-Батор.

Получено 27 IV 1989.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.949.27
©

Р. В. Камелин, А. М. Махмедов

НОВАЯ СИСТЕМА РОДА *PHLOMIS* (*LAMIACEAE*)

R. V. KAMELIN, A. M. MAKHMEDOV. A NEW SYSTEM OF THE GENUS *PHLOMIS* (*LAMIACEAE*)

С восстановлением рода *Phlomoides* (Адылов, Камелин, Махмедов, 1986, Нов. сист. высш. раст. 23 : 111) мы исчисляем в составе рода *Phlomis* до 90 видов, распространенных в Средиземноморье, Северной Африке, Крыму, Передней и Средней Азии. При этом мы не учитываем довольно большое количество гибридных форм, особенно частых на Балканах, в Анатолии и Средней Азии.

В настоящей статье приводятся краткая синонимика, уточненная новая характеристика рода и номенклатурные типы его таксонов. Впервые в составе рода установлено 6 секций и 15 подсекций.

Phlomis L.

1753, Sp. Pl.: 584; Benth. 1836, Lab. Gen. et sp.: 622, p. p. quoad sect. *Euphlomis* Benth.; Briq. 1897, in Engler und Prantl, Die Natürl. Pflanzenfam. 4, 3a : 248, p. p. excl. sect. *Phlomoides* (Moench) Briq.; Knorr. 1954, Фл. СССР, 21 : 57, p. p. excl. sect. *Phlomoides* (Moench) Briq.; De Filipps, 1972, Fl. Europ. 3 : 145; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 292, p. p. excl. sect. *Phlomoides* (Moench) Briq.; Huber-Morath, 1982, Fl. Turk. 7 : 102, excl. group. A, p. p.

Flores in verticillastris (bini) tri-multifloris ex axillis foliorum caulinorum deminutorum oriundis dispositi. Bracteae lineari-subulatae liberae vel ternatim connatae. Calyx tubulosus vel tubuloso-campanulatus, in dentes 5 aequimagnos aristatum acuminatos incisus. Corolla limbo bilabiato, labio superiore a lateribus compresso, applanato, falcato, tubo intus annulo pilorum notato. Stamina 4, sub labio superiore sita, quorum duo superiora basi appendiculata.

Herbae perennes, suffrutices vel frutices. Folia semper integra, ovata, elliptica vel lanceolata, crenata vel indistincte dentata. Pubescentia plerumque e pilis pro parte stellatis, interdum simplicibus articulatis et glandulosis formata.

Lectotypus: *Ph. fruticosa* L.

Цветки в (двух)трех-многоцветковых ложных мутовках в пазухах уменьшенных стеблевых листьев. Прицветники линейно-шиловидные, свободные или сросшиеся по три. Чашечка трубчатая или трубчато-колокольчатая, с 5 одинаковыми зубцами, несущими остевидное острие. Венчик с двугубым отгибом, верхняя губа с боков сжатая, уплощенная, серповидная; трубка венчика изнутри с кольцом волосков. Тычинки 4, расположенные под верхней губой, из них пара верхних при основании с придатками.

Многолетние травы, полукустарники или кустарники. Листья всегда цельные, яйцевидные, эллиптические или ланцетные, городчатые или неясно зубчатые. Опушение обычно с участием звездчатых волосков, иногда с простыми членистыми и железистыми волосками.

Лектотип: *Ph. fruticosa* L.

Sect. 1. *Phlomis* — Sect. *Euphlomis* Benth. — subsect. *Dendrophlomis* Benth. 1836, Lab. Gen. et sp.: 622.

Frutices, raro herbae. Verticilli multiflori (10—15 flori). Bracteae ovatae, lanceolatae vel in segmenta angusta multipartitae, calyci aequilongae. Corollae luteae vel aurantiacae (raro bicolores, labio inferiore obscuriore).

Кустарники, редко травы. Мутовки многоцветковые (10—15-цветковые). Прицветники яйцевидные, ланцетные или многораздельные на узкие сегменты, равные чашечке. Венчики желтые или оранжевые (редко гетерохромные, с нижней темной губой).

Тип: лектотип рода.

Subsect. 1. *Phlomis*.

Indumentum glandulosum nullum vel latens.

Железистое опушение отсутствует или скрыто.

Species: *Ph. fruticosa* L. 1753, l. c. : 584; *Ph. pichleri* Vierh. 1915, Österr. Bot. Zeitschr. 65 : 232; *Ph. amanica* Vierh. 1915, l. c. : 213; *Ph. monocephala* Davis, 1945, Kew. Bull. 1949 : 412; *Ph. angustifolia* Mill. 1754, Gard. Dict. ed. 8 : 119; *Ph. lunariifolia* Sibth. et Sm. 1806, Fl. Graec. Prodr. 1 : 414; *Ph. ferruginea* Ten. 1811, Fl. Nap. Prodr. 1, 35 : 10; *Ph. lycia* D. Don. 1841, in Fellows, Discov. Lycia: 293; *Ph. russeliana* (Sims.) Benth. 1836, l. c. : 629; *Ph. chimerae* Boiss. 1896, Bull. Soc. Bot. Fr. 43 : 90; *Ph. grandiflora* H. S. Thompson, 1905, Ann. Bot. 19 : 441; *Ph. lanata* Willd. 1814, Enum. Pl. Hort. Berol, Suppl.: 41.

Subsect. 2. Viscosae R. Kam. et Machmedov subsect. nov.

Indumentum glandulosum caulis bractearum necnon calycis adest.

Typus: *Ph. viscosa* Poir.

Имеется железистое опушение на стебле и прицветниках, а также на чашечке.

Тип: *Ph. viscosa* Poir.

Species; *Ph. viscosa* Poir. 1804, Lam. Encycl. Menth. Bot. 5 : 271; *Ph. bourgaei* Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 787; *Ph. chrysophylla* Boiss. 1879, l. c. : 787; *Ph. leucophracta* Davis et Huber-Morath, 1951, Kew. Bull., 1951 : 90; *Ph. longifolia* Boiss. et Bal. 1859, Boiss. Diagn. Pl. Or. ser., 2, 4 : 47; *Ph. bertrami* Post. 1893, in Post et Autram, Bull. Herb. Boiss. 1 : 407; *Ph. cretica* C. Presl. 1822, in J. et C. Presl. Del. Prag. : 84.

Sect. 2. Platyphlomis R. Kam. et Machmedov sect. nov.

Frutex. Verticilli sat multiflori (ad 20 floros). Bracteae latae, calyces obtegentes. Corollae flavae.

Typus: *Ph. platystegia* Post. 1893, l. c. : 407.

Sectio monotypica.

Кустарник. Мутовки довольно многоцветковые (до 20-цветковых). Прицветники широкие, закрывающие чашечки. Венчики желтые.

Секция монотипная.

Sect. 3. Oncophlomis R. Kam. et Machmedov sect. nov.

Frutex humilis. Verticilli 4—8 flori. Bracteae et calyce dentibusque in acumen hamato-curvatum abeuntes. Corollae cremeae.

Typus: *Ph. floccosa* D. Don. 1830, Bot. Reg. 15 : 1300.

Sectio monotypica.

Низкий кустарник. Мутовки 4—8-цветковые. Прицветники и зубцы чашечки с крючковидными загнутыми остриями. Венчики кремово-желтые.

Секция монотипная.

Sect. 4. Gymnophlomis (Benth.) R. Kam. et Machmedov stat. nov. — Sect. *Euphlomis* Benth. subsect. *Gymnophlomis* Benth. 1836, Lab. Gen. et sp. : 624.

Herbae plerumque, raro suffrutices. Verticilli 2—8 (ad 10—12) flori. Bracteae minutae subulatae vel lineari-lanceolatae, flaccidae. Corollae aureae.

Lectotypus: *Ph. olivieri* Benth.

Преимущественно травы, редко полукустарники. Мутовки 2—8 (до 10—12)-цветковые. Прицветники мелкие, шиловидные или линейно-ланцетные, часто опадающие. Венчики золотисто-желтые.

Лектотип: *Ph. olivieri* Benth.

Subsect. 1. Gymnophlomis R. Kam. et Machmedov subsect. nov.

Typus: lectotypus sectio.

Dentes calycini haud plani rigidi mediocres. Indumentum glandulosum nullum.

Зубцы чашечки не плоские, жесткие, средней величины. Опушение без железистых волосков.

Species: *Ph. nissolii* L. 1753, l. c. : 585; *Ph. olivieri* Benth. 1836, l. c. : 624; *Ph. syriaca* Boiss. 1853, Diagn. Pl. Or. Nov. ser. 1, 12 : 89; *Ph. lanceolata* Boiss. et Hohen. 1844, in Boiss. Diagn. Pl. Or. Nov. ser. 1, 5 : 36; *Ph. capitata* Boiss. 1859, l. c. : 96; *Ph. orientalis* Mill. 1754, l. c. : 119; *Ph. bucharica* Regel, 1886, Тр. Петерб. бот. сада, 9, 2 : 579; *Ph. brevilabris* Ehrenb. ex Boiss. 1879, l. c. : 782; *Ph. sieheana* Rech. f. 1940, Österr. Bot. Zeitschr. 89, 4 : 271; *Ph. carica* Rech. f. 1940, l. c. : 273; *Ph. kurdica* Rech. f. 1940, l. c. : 274; *Ph. caucasica* Rech. f. 1940, l. c. : 267; *Ph. sintenisii* Rech. f. 1940, l. c. : 281; *Ph. brachyodon* (Boiss.) Zohary, 1941, Palest. Jorn. Bot. Jerusal., ser. 2 : 181; *Ph. kotschyana* Hub-Morath, 1979, Bauhinia 6, 3 : 373; *Ph. physocalyx* Hub-Morath, 1958, Bauhinia. 1, 2 : 116; *Ph. polioxantha* Rech. f. 1962, Die Kulturpflanze, Beih. 3 : 61; *Ph. pachyphylla* Rech. f. 1979, Pl. Syst. Evol. 133 : 106; *Ph. linearis* Boiss. et Bal. 1859, l. c. : 46; *Ph. brunneogaleata* Hub-Morath, 1979, l. c. : 373.

Subsect. 2. Angustissimae R. Kam. et Machmedov subsect. nov.

Dentes calycini late-triangulares acuminati. Indumentum caulis et calycis pro parte glandulosum.

Typus: *Ph. angustissima* Hub-Morath, 1958, Bauhinia, 1, 2 : 101.

Subsectio monotypica.

Зубцы чашечки широко-треугольные с острием. В опушении стебля и чашечки есть железистые волоски.

Подсекция монотипная.

Subsect. 3. Macrodonta R. Kam. et Machmedov subsect. nov.

Dentes calycini incrassati anguste-triangulares tubo aequilongi vel eo longiores. Indumentum glandulosum nullum.

Typus: *Ph. crinita* Cav.

Зубцы чашечки утолщенные, узко-треугольные, равны или длиннее трубки. Железистых волосков в опушении нет.

Тип: *Ph. crinita* Cav.

Species: *Ph. crinita* Cav, 1795, Icon. Descr. 3 : 25; *Ph. mauritanica* Munby, 1847, Fl. Alger. 3 : 60; *Ph. malacitana* (Pau) Pau, 1918, Bol. Soc. Arag. 17 : 132; *Ph. bruguieri* Desf. 1824, Mem. Mus. Hist. Nat. Paris, 11 : 9; *Ph. aucheri* Boiss. 1844, l. c. : 36; *Ph. ghilanensis* C. Koch. 1848, Linnaea, 21 : 698.

Subsect. 4. Oppositiflorae R. Kam. et Machmedov subsect. nov.

Dentes calycini brevissimi, erecti, incrassati. Bracteae nullae. Verticilli biflori.

Typus: *Ph. oppositiflora* Boiss. et Hausskn. 1879, in Boiss. Fl. Or. 4 : 784.

Subsectio monotypica.

Зубцы чашечки очень короткие, вверх направленные, утолщенные. Прицветники отсутствуют. Мутовки двухцветковые.

Подсекция монотипная.

Sect. 5. Lychnites (Benth.) R. Kam. et Machmedov stat. nov. — Sect. *Euphlomis* Benth. subsect. *Lychnites* Benth. 1836, Lab. Gen. et sp. : 622.

Suffrutex. Folia subsessilia, petiolo indistincto. Bracteae lineares. Verticilli 4—10 flori. Dentes calycini breves. Corollae flavae.

Typus: *Ph. lychnitis* L. 1753, l. c. : 585.

Sectio monotypica.

Полукустарник. Листья почти сидячие, без ясного черешка. Прицветники линейные. Мутовки 4—10-цветковые. Чашечка с короткими зубцами. Венчики желтые.

Секция монотипная.

Sect. 6. Oxyphlomis (Benth.) R. Kam. et Machmedov stat. nov. — Sect. *Euphlomis* Benth. subsect. *Oxyphlomis* Benth. 1836, Lab. Gen. et sp. : 622.

Frutices et herbae. Verticilli plerumque pauciflori (6—12 flori) sed interdum multiflori (20 flori). Bracteae magnae, rigidae, subulatae. Corollae roseae, rubro-violaceae vel albae (nec flavae).

Lectotypus: *Ph. herba-venti* L.

Кустарники и травы. Мутовки б. ч. немногоцветковые (6—12-цветковые), но иногда и многоцветковые (20-цветковые). Прицветники крупные, жесткие, шиловидные. Венчики розовые, красно-фиолетовые или белые (но не желтые).

Лектотип: *Ph. herba-venti* L.

Subsect 1. Oxyphlomis R. Kam. et Machmedov subsect. nov.

Herbae. Folia ovata vel oblongo-lanceolata. Verticilli 8—12 flori. Calyx spinescenti-dentatus. Corollae roseae, plerumque ad 25 mm longae.

Typus: lectotypus sectio.

Травы. Листья яйцевидные или продолговатые-ланцетовидные. Мутовки 8—12-цветковые. Зубцы чашечки колючие. Венчики розовые, б. ч. до 25 мм дл.

Species: *Ph. herba-venti* L. 1753, l. c. : 586; *Ph. pungens* Willd. 1800, Sp. Pl. 3 : 121; *Ph. seticalycina* Nab. 1926, Publ. Fac. Sci. Univ. Brno, 70 : 69; *Ph. taurica* Hartwiss ex Bunge, 1873, Mem. Acad. Sci. Petersb. (Sci. Phys. Math.), ser. 7, 21, 1 : 77; *Ph. anisodonta* Boiss. 1844, l. c. : 37; *Ph. persica* Boiss. 1844, l. c. : 37; *Ph. mesopotamica* Boiss. 1859, l. c. : 47; *Ph. kopetdaghensis* Knorr. 1950, Not. Syst. 12 : 248; *Ph. lenkoranica* Knorr. 1950, l. c. : 249; *Ph. integrifolia* Hub-Morath, 1958, I. c. : 109; *Ph. moldavica* Ravaru, 1950, Lucr. Şt. Acad. RPR : 1784, tab. 3, f. 1—2.

Subsect. 2. Paradendrophlomis R. Kam. et Machmedov subsect. nov.

Frutices. Folia cordata. Verticilli 10—12 flori. Calyx haud spinescenti-dentatis. Corollae rubro-violaceae, 23—26 mm longae.

Typus: *Ph. purpurea* L.

Кустарники. Листья сердцевидные. Мутовки 10—12-цветковые. Зубцы чашечки не колючие. Венчики красно-фиолетовые, 23—26 мм дл.

Тип: *Ph. purpurea* L.

Species: *Ph. purpurea* L. 1753, l. c. : 585; *Ph. italica* L. 1759, Syst. Nat., ed. 10, 2 : 1102; *Ph. caballeroi* Pau, 1918, Bol. Soc. Arag. 17 : 132.

Subsect. 3. Samiae R. Kam. et Machmedov subsect. nov.

Herbae. Verticilli 12—20 flori. Dentes calycini anguste-triangulares acuminati. Corollae purpureae, 30—35 mm longae.

Typus: *Ph. samia* L.

Травы. Мутовки 12—20-цветковые. Зубцы чашечки узко-треугольные с острием. Венчики пурпуровые, 30—35 мм дл.

Тип: *Ph. samia* L.

Species: *Ph. samia* L. 1753, l. c. : 585; *Ph. bovei* De Noe, 1855, Bull. Soc. Bot., Fr. 2 : 585.

Subsect. 4. Rigidae R. Kam. et Machmedov subsect. nov.

Herbae perennes altae, indumentum patenter hirsutum et pro parte stellatum. Corollae rubrae (roseae) amplissimae ad 40—50 mm longae.

Typus: *Ph. rigida* Labill.

Многолетние высокие травы, жестко-оттопыренно опушенные (наряду со звездчатым опушением). Венчики красные (розовые), очень крупные, до 40—50 мм дл.

Тип: *Ph. rigida* Labill.

Species: *Ph. rigida* Labill. 1809, Icon. Pl. Syr. 3 : 15; *Ph. shepardii* Post, 1895, Fl. Syr.: 659.

Subsect. 5. Orientales R. Kam. et Machmedov subsect. nov.

Herbae. Verticilli 6—12 flori, breviter pedunculati. Bracteae basi plerumque

binae-ternae connatae. Dentes calycini spinescentes haud raro reflexi, 3—15 mm longis. Corollae roseae, ad 25 mm longae.

Typus: *Ph. salicifolia* Regel.

Травы. Мутовки 6—12-цветковые, сидят на коротких ножках. Прицветники у основания б. ч. сросшиеся по два-три. Зубцы чашечки колючие, нередко отогнутые, 3—15 мм дл. Венчики розовые, до 25 мм дл.

Тип: *Ph. salicifolia* Regel.

Species: *Ph. salicifolia* Regel, 1880, Тр. Петерб. бот. сада, 6, 2 : 371; *Ph. sewerzowii* Regel, 1880, цит. соч.: 372; *Ph. olgae* Regel, 1881, Изв. о-ва любит. естествозн., антропол. и этногр. 34, 2 : 68; *Ph. thapsoides* Bunge, 1852, Beitr. Kenntn. Fl. Russl. Stepp. Centr. As. 264; *Ph. cashmeriana* Royle ex Benth. 1833, Hook. Journ. Bot. et Kew. Misc., 3 : 382; *Ph. fruticetorum* Gontsch. 1936, Тр. Тадж. базы АН СССР, Ботаника, 2 : 186; *Ph. regelii* M. Pop. 1926, Bull. Univ. As. Centr. 12, Suppl.: 23; *Ph. spinidens* Nevski, 1937, Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS, 1, 4 : 325; *Rh. linearifolia* Zak. 1947, Not. Syst. Herb. Inst. Bot. et Zool. Acad. Sci. Uzbek. 9 : 3; *Ph. nubilans* Zak. 1947, l. c. : 3; *Ph. hypoleuca* Vved. 1954, Фл. СССР, 21 : 646, 78; *Ph. drobovii* M. Pop. et Vved. 1954, цит. соч.: 646, 78; *Ph. angrenica* Knorr. 1946, Бот. мат. герб. Бот. инст. АН СССР, 9, 4—12 : 199; *Ph. zenaidae* Knorr. 1950, Бот. мат. герб. Бот. инст. АН СССР, 12 : 242; *Ph. tenuis* Knorr. 1950, цит. соч. : 244.

Subsect. 6. Australes R. Kam. et Machmedov subsect. nov.

Frutices. Verticilli multiflori sed pauci. Dentes calycini reflexi, firmi. Corollae roseae, 12—20 mm longae.

Typus: *Ph. stewartii* Hook. f.

Кустарники. Мутовки многоцветковые, но в небольшом числе. Зубцы чашечки отогнутые, крепкие. Венчики розовые, 12—20 мм дл.

Тип: *Ph. stewartii* Hook. f.

Species: *Ph. stewartii* Hook. f. 1885, Fl. Brit. Ind., 4 : 692; *Ph. elliptica* Benth. 1836, l. c. : 626.

Subsect. 7. Brevispinae R. Kam. et Machmedov subsect. nov.

Herbae. Verticilli 6—5 flori sessiles. Bracteae liberae. Calyx dentibus brevibus, 1—3 mm longis. Corollae roseae.

Typus: *Ph. cyclodon* Knorr.

Травы. Мутовки 6—15-цветковые, сидячие. Прицветники свободные. Зубцы чашечки короткие, 1—3 мм дл. Венчики розовые.

Тип: *Ph. cyclodon* Knorr.

Species: Ph. cyclodon Knorr. 1950, цит. соч.: 245; *Ph. betonicifolia* Regel, 1886, цит. соч.: 580.

Subsect. 8. Albiflorae R. Kam. et Machmedov subsect. nov.

Herbae. Verticilli 6—8 flori, pedunculati, pedunculis 3—6 mm longis. Corollae albae.

Typus: *Ph. cancellata* Bunge.

Травы. Мутовки 6—8-цветковые, сидят на ножках 3—6 мм дл. Венчики белые.

Тип: *Ph. cancellata* Bunge.

Species: *Ph. cancellata* Bunge, 1873, l. c. : 76; *Ph. chorassanica* Bunge, 1873. l. c. : 76.

Subsect. 9. Trineurae R. Kam. et Machmedov subsect. nov.

Herbae. Folia lanceolatae, trineurae. Corollae roseae.

Typus: *Ph. trineura* Rech. f. 1954, Dan. Biol. Skr., 8, 1 : 56.

Subsectio monotypica.

Травы. Листья ланцетные, трехжилковые. Венчики розовые. Подсекция монотипная.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград,
Ташкентский государственный университет, Ташкент.

Получено 22 III 1989.

УДК 005 : 582.948.2 (470.43) © Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 8

С. В. Саксонов

НОВЫЙ ВИД РОДА *CERASTIUM* (*CARYOPHYLLACEAE*) С ЖИГУЛЕЙ

S. V. SAKSONOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CERASTIUM* (*CARYOPHYLLACEAE*) FROM ZHIGULY MOUNTAINS

Описывается новый для науки вид с Жигулей — *Cerastium zhiguliensis*.

Наши многолетние наблюдения показали, что на территории Жигулевского заповедника встречаются два близких, но достаточно хорошо отличимых друг от друга вида из родства *Cerastium arvense* L. Описываемый новый вид легко отличается от *C. arvense* s. str. опушением из железистых волосков, покрывающих растение, вследствие чего оно все (а не только в верхней части, как бывает у *C. arvense* s. str.) очень клейкое, а также более короткой коробочкой. Побеги этого вида сильно ветвятся от основания и образуют густой дерн. Все это дает нам основание описать данное растение в качестве самостоятельного вида.

Cerastium zhiguliensis S. Saksonov sp. nov. — Planta perennis, (10) 15—25 (30) cm alt. Caules basi ascendentes, valde ramosi et caespitium sat densum formantes, fere tota longitudine pilis longioribus simplicibus et brevioribus glandulosis dense tecti, valde viscidi. Folia ramulorum sterilium anguste lanceolata, 25—30 mm lg. et 1.5—2 mm lt., caulium floriferorum lanceolata, versus apicem sensim acutata, 30—35 mm lg. et 3—4 mm lt., nervo medio distincto et marginibus paulo revolutis, subtus pilis glandulosis solum, supra simplicibus et glandulosis tecta. Flores in inflorescentia cymosa diffusa aggregati. Bracteae 4—6 mm lg. et 2—3 mm lt., marginibus et apice hyalinae. Pedicelli dense glanduloso-pilosi, vulgo calyce duplo longiores. Sepala ovato-lanceolata, marginibus late hyalina, acutata, dense glanduloso-pilosa, 6—7 mm lg. et 2—3 mm lt. Petala calyce subduplo longiora, 10—13 mm lg. et 5 mm lt. Capsula calyce brevior. Semina reniformia, obtusiuscule tuberculata, fusca, 1.5 mm lg. Fl. V—VI, fr. finis VI.

Typus: Prov. Kuibyshev, montes Zhigulienses, reservatum publicum, scopulus Sheludjak, pedes rupium, expositio borealis, 27 V 1986, N 5341, S. V. Saksonov (LE, isotypi in herbariis Universitatis Mosquensis (MW) et Reservati Zhiguliensis).

Affinitas. A specie proxima — *C. arvense* L. pubescentia glandulosa densa plantae totae et capsula calyce breviore differt.

Distributio. Habitat in denudationibus calcareis montium Zhiguliensium et regionum ad orientem versus ad declivitates occidentalium montium Uralensium.

Многолетнее растение (10) 15—25 (30) см выс. Стебли при основании сильно разветвленные и образующие довольно густой дерн, почти по всей длине густо покрытые более длинными простыми и более короткими железистыми волосками, очень клейкие. Листья бесплодных веточек узколанцетные, 25—30 мм дл. и 1.5—2 мм шир., на цветущих стеблях ланцетные, кверху постепенно заостренные, 30—35 мм дл. и 3—4 мм шир., с четкой срединной жилкой и слегка завернутыми вниз краями, снизу покрытые только железистыми, сверху простыми и железистыми волосками. Цветы собраны в раскидистый полузонтик. Прицветники 4—6 мм дл. и 2—3 мм шир., по краям и на верхушке пленчатые. Цветоножки густо железисто опушенные, обычно в 2 раза длиннее чашечки. Чашелистики яйцевидно-ланцетные, по краям широкопленчатые, заостренные, густо железисто опушенные, 6—7 мм дл. и 2—3 мм шир. Лепестки почти в 2 раза длиннее чашечки, 10—13 мм дл. и 5 мм шир. Коробочка короче чашечки. Семена почковидные, туповатобугорчатые, коричневые, 1.5 мм дл. Цветет в мае—июне, плоды в конце июня.

Тип: Куйбышевская обл., Жигули, заповедник, утес Шелудяк, подножие скал, северная экспозиция, 27 V 1986, № 5341, С. В. Саксонов (LE, изотипы в гербарии Московского университета (MW) и Жигулевского заповедника).

Родство. От очень близкого вида *C. arvense* хорошо отличается густым железистым опушением всего растения и коробочкой, которая короче чашечки.

Распространение. Встречается на выходах известняка в Жигулях и восточнее их, до западного склона Урала.

Исследованные образцы. Жигулевские горы, каменистая степь, выступы около Молодецкого кургана, 13 VII 1916, А. Шенников; Жигули, против Ставрополя, утес «Висячий камень», VII 1916, А. Шенников (LE); Жигули, главная вершина Большой Бахиловой горы, на границе леса, № 80, VII 1937, А. Гончарова, М. Золотовский (MW); Жигули, Малая Бахилова гора, северный склон, № 3421, 29 V 1974, С. В. Саксонов, В. И. Игнатенко; Жигули, каменистая осыпь, Большая Бахилова гора, нижняя часть склона, № 1208, 13 VI 1980, С. Саксонов; Жигули, заповедник, северная экспозиция Малой Бахиловой горы, в нижней части склона, № 5343, 5 VI 1989, С. Саксонов (гербарий Жигулевского заповедника).

Описываемый вид облигатно приурочен к известковым скалам и встречается в следующих пунктах Жигулевского заповедника по главному Жигулевскому хр.: горы Стрельная, Большая и Малая Бахиловы, утес Шелудяк. За пределами заповедника известен к западу от него: горы Лысая и Каменная у пос. Моркваши, курганы Молодецкий и Усинский. Как правило, приурочен к скалам и каменистым осыпям северной и северо-западной экспозиций.

По материалам Гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова и Московского университета, он встречается и восточнее заповедника — до Среднего и Южного Урала включительно, также на обнажениях известняка.

Описанный из Башкирии вид *C. uralense* Grub. отличается от *C. zhiguliensis* значительно больше, чем *C. arvense*.

Жигулевский государственный заповедник,
пос. Бахилова Поляна.

Получено 17 VIII 1989.

УДК 582.683.2(581)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 8

И. И. Халилов

НОВЫЙ ВИД РОДА *CRAMBE* (*CRUCIFERAE*) ИЗ АФГАНИСТАНА

I. I. KHALILOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CRAMBE* (*CRUCIFERAE*) FROM AFGHANISTAN

Дается описание нового вида рода *Crambe* из Афганистана.

В ходе изучения материала, присланного из Гербариев Англии: British Museum (Natural History) (BM), Royal Botanic Gardens, London (K), Royal Botanic Garden, Edinburgh (E) и Австрии — Naturhistorisches Museum Wien (W) и сравнения с материалами Гербария БИН АН СССР (LE), нами был выявлен новый для науки вид. Ниже приводится описание растения, вероятно, эндемичного для Афганистана.

Crambe hedgei I. Khalilov sp. nov. — Planta perennis. Caulis erectus 60—80 cm altus, cylindricus, inferne foliosus pilosus, superne aphyllus glaber. Folia 25—30 cm longa, 5—10 cm lata, pinnatisecta, segmentis lateralibus ca 6—7 jugis subaequilongis, lacinia terminali eis subconformi, puberula. Petala 4—7 mm longa, alba, sicca flavescentia. Fructus 4—5 mm longus, articulo inferiore subcylindrico, superiore globoso levi.

Typus: Afganistan. Prov. Ghazni, Distr. Malestan. Inter Miradina et jugum Ghouten Kol, N. Sangi-Masha, 33°30′N, 67°5′E. Ca. 3300 m, 2 VII 1962. N 17604, K. H. Rechinger. (W).

A f f i n i t a s. Species *C. orientali* L. affinis, a qua plantae minutie, caule tereti levi, haud angulato, inferne tantum folioso, foliorum forma et petalis submajoribus differt.

Многолетник. Стебель прямостоячий, 60—80 см выс., цилиндрический, внизу олиственный, опушенный, вверху безлистный, голый. Листья 25—30 см дл., 5—10 см шир., перисторассеченные примерно на 6—7 пар боковых сегментов, конечная доля листьев слабо отличается от боковых сегментов. Коротко опушенные лепестки, 4—7 мм дл., белые, при сушке желтеющие. Плод 4—5 мм дл. Нижний членик стручочка почти цилиндрический, верхний шаровидный гладкий.

Т и п: Afganistan. Prov. Chazni, Distr. Malestan. Inter Miradina et jugum Ghouten Kol. N. Sangi-Masha, 33°30′ N. 67°5′ E. Ca 3300 m, 2 VII 1962. N 17604, K. H. Rechinger. (W).

Р о д с т в о. Близок к *C. orientalis* L., от которого отличается меньшей величиной растения, округлыми гладкими, не угловатыми, лишь в нижней части облиственными стеблями, формой листьев и несколько более крупными лепестками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Boissier E. Flora Orientalis. Genevae, 1867. Vol. 1. 1017 p. — *Hedge I. Crambe* L. // Rechinger K. H. Flora Iranica. Wien, 1968. N 57. 372 p. — *Schulz O. E. Crambe* L. // Engler A. Das Pflanzenreich. Hf 70. *Cruciferae — Brassicaceae.* Leipzig, 1919. P. 228—249.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 19 XII 1989.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(474.5) : 582.998.2
©

З. А. Гуджинскас

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РОДЕ *ARTEMISIA* (*ASTERACEAE*) ВО ФЛОРЕ ЛИТВЫ

Z. A. GUDZHINSKAS. NEW DATA ON GENUS *ARTEMISIA* (*ASTERACEAE*) IN LITHUANIAN FLORA

Для флоры Литвы приводятся данные об 1 новом аборигенном, 2 новых заносных и 7 редких заносных и дичающих видах рода *Artemisia.*

Во флоре Литвы ранее было известно 11 видов полыней, 3 из которых аборигенные, 4 заносные и 4 выращиваемые в культуре (Galinis, 1980). В настоящее время найдены 2 новых для флоры республики заносных вида (*A. selengensis, A. verlotiorum*), а также обнаружен близкородственный *A. campestre* L. вид — *A. marschalliana* Spreng. (определения Т. Г. Леоновой), которого ранее не выделяли.

Гербарные образцы, подтверждающие нахождение данных видов в Литве, хранятся в Гербарии Института ботаники Литовской АН в г. Вильнюсе (BILAS) и на кафедре ботаники и генетики Вильнюсского университета (WI).

A. abrotanum L. Евросибирский вид. В Литве разводится в культуре как декоративное растение (Galinis, 1980).

В качестве одичавшего вид был обнаружен на склоне ж.-д. насыпи, на территории ж.-д. ст. Кретинга, на месте мойки и ремонта вагонов, 22 IX 1988, несколько цв. экземпляров; 4 км восточнее г. Алитуса, на территории городской свалки, 31 V 1989, одиночные вегетирующие экземпляры; у ж.-д. ст. Пасмальвес (теперь Снечкус) (Зарасайский р-н), 28 VII 1962, цв., А. Лякавичюс. Вид в республике дичает редко, но в местах дичания произрастает в течение более длительного времени.

A. annua L. В Литве ранее был известен только из г. Вильнюса и г. Клайпеды (Гуджинскас, 1989). В 1988—1989 гг. автором выявлены еще 3 местонахождения данного вида: на ж.-д. путях сортировочной станции Панеряй (г. Вильнюс), 23 VIII 1988, несколько вегетирующих экземпляров; на ж.-д. путях сортировочной станции г. Радвилишкис, 30 VIII 1988, несколько вегетирующих экземпляров; на территории новой сортировочной ж.-д. ст. г. Вильнюса, в пос. Балтойи Воке (Вильнюсский р-н), 7 VII 1989, 1 вегетирующий экземпляр. Вид в республике заносный. Эфемерофит.

A. austriaca Jacq. Первая находка этого заносного вида в Литве была сделана в г. Друскининкай (Druskieniki, pole na Pogance, 31 VIII 1934, Z. Golabówna (WI)), в 1934 г., а не в 1937 г. в Вильнюсе, как это сообщает M. Natkevičaitė (1951).

Вид ранее был известен из Варенского (Варена, Друскининкай, Марцинконис), Вильнюсского (Вильнюс, Науёйи-Вильня, Панеряй), Кедайнского (Кедайняй), Шяуляйского (Шиленай) районов (Galinis, 1980).

Новые местонахождения этого вида выявлены на территории ж.-д. ст. Рокишкис, на склоне ж.-д. насыпи, небольшая аггрегация, занимающая около 4 м^2, 14 IX 1988, цв.; на ж.-д. ст. Паневежис, на старом склоне узкоколейной ж.-д. линии, аггрегация, занимающая около 30 м^2, 26 IX 1989, цв. и плодонося-

щие. В этом местонахождении *A. austriaca* растет вместе с *Poa pratensis, P. compressa, Festuca rubra, Elytrigia repens, Medicago lupulina, Achillea millefolium, Artemisia campestre* и др. Возможно вегетативное и, может быть, семенное размножение. Эпекофит.

A. dracunculus L. В северных районах европейской части вид известен как заносный и в культуре (Леонова, 1987). Для Литвы V. Galinis (1980) приводит этот вид в качестве культивируемого как пряное и лекарственное растение, однако иногда оно дичает. В одичавшем виде собран в Тракайском р-не, в окр. пос. Аукштадварис, возле дороги, 12 VII 1967, Ю. Ясконис.

A. pontica L. Евросибирский вид. В Литве и Латвии в культуре как декоративное и пряное растение (Galinis, 1980; Леонова, 1987). Galinis (1980) указывает, что вид дичает, но не приводит местонахождения.

В настоящее время известно 2 местонахождения одичавшего *A. pontica*: Лаздийский р-н, в окр. пос. Вейсеяй, 20 VII 1955, бут., Дз. Апаля (det. Т. Г. Леонова) (BILAS) и Игналинский р-н, дер. Репелялаукис, территория Национального парка, 2 VIII 1977, бут., З. Вайткявичюте (det. З. Гуджинскас) (WI). Эфемерофит.

A. scoparia Waldst. et Kit. В Литве известен как очень редкий заносный вид. В литературе отмечены 2 местонахождения в окр. г. Вильнюса (берег р. Вильняле и на ж.-д. насыпи в окр. Науёйи-Вильни) (Natkevičaitė, 1951; Mowszowicz, 1958; Galinis, 1980). Однако в гербариях республики обнаружен только один образец данного вида, собранный J. Mowszowicz, 15 VII 1939, на ж.-д. насыпи между ж.-д. станциями Вильнюс и Науёйи-Вильня (WI).

Новые сборы *A. scoparia* были сделаны автором на территории сортировочной ж.-д. ст. Панеряй (г. Вильнюс), между ж.-д. путями, 2 IX 1987, 1 цв. экземпляр и на территории товарной ж.-д. ст. Вильнюс, на ж.-д. насыпи, 15 VIII 1989, 1 цв. экземпляр. Это первые находки *A. scoparia* в Литве за последние почти 50 лет. Вид в республику заносится с зерном. Эфемерофит.

A. selengensis Turcz. ex Bess. Распространен в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Монголии, Северо-Восточном Китае (Леонова, 1987). В европейской части СССР вид в качестве заносного известен из Удмуртии и Белоруссии (Вынаев, Третьяков, 1978; Леонова, 1987), где найден на ж.-д. насыпях.

В Литве впервые вид обнаружен на склоне ж.-д. насыпи у сортировочных путей ж.-д. ст. Панеряй (г. Вильнюс), 23 VIII 1988, бут., где образовались довольно большие заросли, занимающие около 10 $м^2$ (det. Т. Г. Леонова). Судя по этим зарослям, можно предполагать, что условия благоприятны для роста и вегетативного размножения *A. selengensis*. Возможно, вид заносится с привозной шерстью.

A. verlotiorum Lammote. Вид распространен в Юго-Западном Китае, а в качестве заносного растения известен из Западной и Средней Европы (Tutin et al., 1976), европейской части СССР (Леонова, 1987). На соседних с Литвой территориях вид констатирован в Белоруссии (Вынаев, Третьяков, 1978) и Латвии (Фатаре, Гаврилова, 1985).

В Литве *A. verlotiorum* впервые найден в 1988 г. в 2 местах: на территории сортировочной ж.-д. ст. г. Радвилишкис, между ж.-д. путями, 30 VIII 1988, бут.; на склоне ж.-д. насыпи 14 км северо-восточнее ж.-д. ст. Лентварис (Тракайский р-н), у пос. Лазденай, 3 IX 1988, бут. (det. Т. Г. Леонова). В 1989 г. выявлены еще 3 местонахождения этого вида: ж.-д. ст. Науёйи-Вильня (г. Вильнюс), на склоне ж.-д. насыпи, 21 VII 1989, несколько групп цв. растений; ж.-д. ст. Кибартай (Вилкавишкский р-н), на склоне ж.-д. насыпи, 2 IX 1989, несколько групп цв. растений; ж.-д. ст. Мариямполе (бывший Капсукас), у платформы для разгрузки вагонов, 3 IX 1989, 2 бут. экземпляра.

Возможно, что *A. verlotiorum* заносится с привозным зерном из Западной и Средней Европы, куда он был занесен раньше, и теперь встречается в натурализовавшемся состоянии.

A. sieversiana Willd. В европейской части СССР растет в южных районах, а в более северных как заносный (Леонова, 1987).

В Литве *A. sieversiana* впервые была обнаружена в 1963 г. в окрестностях г. Вильнюса (Лякавичюс, 1965). В настоящее время в Литве вид известен в 19 районах, в местонахождениях, приуроченных к ж.-д. станциям и зерноперерабатывающим предприятиям: Алитус, Варена, Вевис (Тракайский р-н), ж.-д. ст. Видукле (Расяйнский р-н), Вильнюс (ж.-д. станции Киртимай, Панеряй, Науёйи-Вильня), Вилкавишкис, Друскининкай (Варенский р-н), ж.-д. ст. Дукштас (Игналинский р-н), Игналина, Йонава, Йонишкис, ж.-д. ст. Казлу-Руда (Мариямпольский, бывший Капсукский, р-н), Каунас, ж.-д. ст. Кибартай (Вилкавишкский р-н), Клайпеда, Кретинга, ж.-д. ст. Лентварис (Тракайский р-н), Паневежис, Плунге, Радвилишкис, Рокишкис, ж.-д. ст. Швенчёнеляй (Швенчёнский р-н) и Шяуляй.

Вид внедряется в рудеральные сообщества и возможно дальнейшее его распространение в республике. Эпекофит.

Наряду с вышеуказанными заносными и дичающими видами рода *Artemisia*, в республике по одному разу были отмечены также *A. glauca* Pall. ex Willd. (Апаля, 1977) и *A. purschiana* L. (Galinis, 1980). Новых сведений о произрастании этих видов в республике в настоящее время не имеется.

A. marschalliana Spreng. В европейской части СССР вид заходит на север до Ладожского озера (Леонова, 1987).

В Литве растения, соответствующие признакам *A. marschalliana*, раньше принимались за *A. campestris* var. *sericea* (Fries.) Lamke et Rothm. (Galinis, 1980). Леонова (1978, 1987) указывает, что в Литве *A. marschalliana* растет в окрестностях г. Каунаса, у р. Вилия (Нерис). В настоящее время после критической обработки гербарного материала оказалось, что этот вид был собран несколько раз на берегу Балтийского моря: в окрестностях г. Паланга в 1951 г. П. Снарскисом (BILAS) и в 1965 г. в окрестностях пос. Швянтойи (Кретингский р-н) А. Минкявичюсом (WI). Galinis (1980) указывает, что *A. campestris* var. *sericea* растет в окрестностях пос. Бабтай (Каунасский р-н) и Субачёс (Лаздийский р-н), но это не подтверждено гербарными образцами.

Судя по распространению вида на соседних территориях — в Белоруссии (Вынаев, Третьяков, 1978) и Латвии (Табака и др., 1988), можно предполагать, что вид может быть найден в южных районах Литвы на континентальных дюнах и более широко распространен на побережье Балтийского моря, в приморских дюнах.

Таким образом, в настоящее время во флоре Литвы насчитывается 15 видов рода *Artemisia*, 4 из которых аборигенные, 7 заносных и 4 культивируемые и дичающие.

В заключение хочу выразить глубокую благодарность Т. Г. Леоновой за помощь при определении видов рода *Artemisia*, а также за ценные советы и замечания при подготовке настоящей статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Апаля Дз. Новые местонахождения и экологическая характеристика 18 редких для флоры Литовской ССР видов // Тр. АН ЛитССР. Сер. В. Биол. науки. 1977. Т. 2 (78). С. 17—26. — *Вынаев В. Г., Третьяков Д. И.* Эколого-географическая характеристика видов рода *Artemisia* L. флоры БССР // Ботаника. Исследования. Минск: Наука и техника, 1978. Вып. 20. С. 101—111. — *Гуджинскас З. А.* Новые для флоры Литвы адвентивные виды растений // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 10. С. 1499—1504. — *Леонова Т. Г.* Новые местонахождения некоторых видов *Artemisia* L., *Chondrilla* L. (*Asteraceae*) и *Typha* L. (*Typhaceae*) в СССР и МНР // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 1. С. 79—86. — *Леонова Т. Г.* Конспект рода *Artemisia* L. (*Asteraceae*) флоры европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. 1987. Т. 24. С. 117—201. — *Лякавичюс А. А.* Новые в Литве виды высших растений, найденные в 1963 г. // Тр. АН ЛитССР. Сер. В. Биол. науки. 1965. Т. 2 (37). С. 23—28. — *Табака Л., Гаврилова Г., Фатаре И.* Флора сосудистых растений Латвийской ССР. Рига:

Зинатне, 1988. 195 с. — *Фатаре И. Я., Гаврилова Г. Б.* Редкие виды растений // Флора и растительность Латвийской ССР. Восточно-Латвийский геоботанический район. Рига: Зинатне, 1985. С. 142—154. — *Galinis V. Artemisia* L. — Kietis // Lietuvos TSR flora. Vilnius: Mokslas, 1980. Vol. 6. P. 115—128. — *Mowszowicz J.* Conspectus florae Vilnensis. Lodź, 1958. Cz. 2. P. 86. — *Natkevičaitė M.* Lietuvos TSR adventyvinė flora // Lietuvos TSR MA Biologijos instituto darbai. Vilnius, 1951. Vol. 1. P. 77—123. — *Tutin T. B., Persson K., Gutterman W. Artemisia* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1976. Vol. 4. P. 178—186.

Институт ботаники Литовской АН,
Вильнюс.

Получено 26 VIII 1989.

УДК 581.9(477.75)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 8

В. Н. Голубев, А. В. Сазонов

НОВЫЕ ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ГОРНОМ КРЫМУ

V. N. GOLUBEV, A. V. SAZONOV. NEW FLORISTIC RECORDS FROM THE MOUNTAIN CRIMEA

Описаны фитоценотические и экологические условия произрастания 4 новых видов для крымской флоры: *Lerchenfeldia flexuosa* subsp. *montana, Deschampsia cespitosa, Festuca fallax* (Ай-Петринская яйла), *Isatis costata* (верховья р. Большой Бурульчи в отрогах яйлы Тырке). Высказаны предположения об истории их происхождения.

В результате обобщения всех последних находок флора высших сосудистых растений Крыма в настоящее время насчитывает 2601 вид (Голубев, 1984).[1] Однако тщательное изучение растительного мира полуострова продолжает открывать все новые, ранее не встречавшиеся таксоны. Совсем недавно сделаны сообщения о находке 3 новых видов на Керченском п-ове (Голубев, Корженевский, 1988) и *Alyssum smyrnaeum* C. A. Mey. в окрестностях пос. Новый Свет (Ильинская, 1987). В настоящем сообщении приводятся сведения еще о 4 новых видах, из которых 3 (*Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur subsp. *montana* (L.) Tzvel., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Festuca fallax* Thuill.) найдены на Ай-Петринской яйле, а 4-й вид — *Isatis costata* C. A. Mey. — в отрогах яйлы Тырке.

Deschampsia cespitosa распространен в европейской части СССР: в Арктике, на севере, в Прибалтике, центре, на западе и востоке; *Lerchenfeldia flexuosa* subsp. *montana* — почти в тех же районах, исключая центр и восток. В общем распространении этих видов имеется обширная область совпадения: Кавказ, Западная и Восточная Сибирь, Скандинавия, Средняя и Атлантическая Европа, Средиземноморье, Малая Азия, Северная Америка (Цвелев, 1974). В соседней с Крымом Турции *L. flexuosa* произрастает на высоте 1100—2150 м над ур. м., занимая сухие опушки лесов из *Pinus sylvestris*, на склонах, сложенных изверженными породами. *Deschampsia cespitosa* в Турции обитает на высоте 1000—3000 м над ур. м. в составе влажных альпийских и субальпийских лугов (Doğan, 1985). Согласно «Флоре Европы», *Lerchenfeldia flexuosa* является кальцефобом, распространена всюду в Европе, но реже на юге и отсутствует в большинстве районов юго-востока (Clarke, 1980). По данным «Флоры Болгарии», *Deschampsia cespitosa* встречается там на высоте свыше 1000 м над ур. м.; на высокогорных лугах обитает и *Lerchenfeldia flexuosa* (Кожухаров, 1963).

Напрашивается вывод о том, что нахождение указанных видов в Крыму является достаточно естественным, закономерным. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что эти равнинные в лесолуговой зоне виды при движении к югу поднимаются в горы, занимая соответствующие своей экологии мезофитные местообитания. Кальцефобность *L. flexuosa* резко ограничивает возможность ее произрастания в южных районах на карбонатных почвах, в том числе и в равнинном Крыму. Почвенные условия ее нахождения на Ай-Петринской яйле характеризуются промывным режимом, развитие которого на яйлах Крыма

[1] Таксономия и номенклатура приняты по С. К. Черепанову (1981).

доказано специальными исследованиями (Антипов-Каратаев, Прасолов, 1933).

3-й вид с Ай-Петринской яйлы, произрастающий совместно с предыдущими, определен по Н. Н. Цвелеву (1974) как *Festuca rubra* L. subsp. *fallax* (Thuill.) Nym., которая С. К. Черепановым (1981) рассматривается в качестве самостоятельного вида *Festuca fallax* Thuill. В биоморфологическом отношении этот вид весьма своеобразен. Он развивается в форме плотнокустового растения, образующего компактные кочки, возвышающиеся над поверхностью почвы, по типу плотнокустовых видов заболоченных и влажнолуговых местообитаний. От побеговой основы дерновины формируется густая сеть придаточных корней, пронизывающих почву, вследствие чего под дерновиной образуется характерная торфяно-органическая довольно рыхлая масса, очень упругая, не поддающаяся разделению на части. Вычленить фрагмент кочки удается только с помощью ножа, даже копалка оказывается непригодной для этих целей. Следовательно, выделение этого растения из родства *Festuca rubra* L. в самостоятельный вид вполне оправданно, так как типичная овсяница красная является корневищнорыхлокустовым видом: от рыхлых дерновин возникают удлиненные плагиотропные корневища, дающие начало новым дерновинкам на некотором удалении от материнских; ничего похожего в структуре дерновин у *Festuca fallax* нет.

По данным Цвелева (1974), *F. fallax* в европейской части страны распространена в Карпатах (отмечается также для Днепровского р-на), произрастает на лугах и лесных полянах, до верхнего горного пояса. Общее распространение вида: Атлантическая и Средняя Европа, Средиземноморье. Таким образом, находка *F. fallax* в Крыму также естественна, она восполняет пробел в географии вида. Условия обитания на Ай-Петринской яйле вполне соответствуют известной экологии вида.

Из указанных таксонов сначала (июль 1987 г.) была обнаружена *Lerchenfeldia flexuosa*, привлекшая внимание своими красновато-коричневыми дерновинками, часть из них прижилась на ботаническом участке Никитского ботанического сада и в 1988 г. дала многочисленные цветоносные побеги. По ним и удалось определить этот вид, представленный subsp. *montana*. Местонахождение этого нового для флоры Крыма вида расположено у северной границы Ай-Петринской яйлы на высоте 1200 м над ур. м. по линии ее пересечения асфальтированной трассой Ялта—Бахчисарай и представляет собой дно мелкой балки, устье которой обращено к северу и впадает в довольно широкую и плоскую долину, протянувшуюся вдоль яйлы с запада на восток. Там же был найден *Deschampsia cespitosa* в значительном числе экземпляров в виде крупных дерновин, тяготеющих к наиболее пониженным частям микрорельефа, а также *Festuca fallax* в почти равном обилии со щучкой. Дно балки занято луговым разнотравно-злаковым травостоем с примесью яйлинских элементов (*Bupleurum exaltatum, Helichrysum graveolens*), в том числе эндемиков (*Alchemilla tytthantha, Centaurea fuscomarginata, Potentilla depressa, Veronica taurica*) и альпийских видов (*Myosotis popovii, Trifolium ambiguum, Veronica gentianoides*).

Руководствуясь доминантным принципом и ярусным расчленением травостоя, изученную ассоциацию луговой растительности можно назвать райграссником лерхенфельдиевым: Arrhenatherum elatius — Lerchenfeldia flexuosa + Briza australis + Leucanthemum vulgare + Poa angustifolia + Lathyrus pratensis — Trifolium ambiguum + Taraxacum officinale + Alchemilla tytthantha. В наиболее типичной части ассоциации четко выступает характерная горизонтальная структура травостоя, основу которой составляют крупные возвышающиеся над поверхностью почвы плотные дерновины *Deschampsia cespitosa*, в промежутках между которыми обильны плотные, но менее высокие дерновины *Festuca fallax*. Остающееся пространство между указанными дерновинами занято более низкими дерновинками (тоже плотными) *Lerchenfeldia flexuosa*. Повсюду внедряются рыхлые дерновинки *Arrhenatherum elatius*, а также особи других видов. За

пределы выраженного общего блюдцевидного понижения *Deschampsia cespitosa* не выходит, тогда как *Festuca fallax* и, в особенности, *Lerchenfeldia flexuosa* распространены и на более повышенных частях дна балки в сообитании с *Arrhenatherum elatius* и другими компонентами, в числе которых весьма разнообразны виды разнотравья. Интересно, что в условиях развития данной ассоциации с преобладанием плотнокустовой биоморфы среди злаков (лугово-болотного типа) встречающаяся здесь осока черноколосая *Carex melanostachya* также развивает плотные дерновинки, формирующиеся на длинных корневищах. Просматривая гербарные сборы из других местообитаний Крыма, мы установили только типичный длиннокорневищный тип структуры этого растения. Образование длиннокорневищно-плотнокустовой формы осоки черноколосой в условиях местонахождения новых для флоры Крыма плотнокустовых злаков служит, на наш взгляд, дополнительным доказательством реликтовости сделанных флористических находок.

4-й новый для Крыма вид — *Isatis costata* C. A. Mey. Судя по опушению плодиков, наши сборы относятся к var. *lasiocarpa* (Ledeb.) N. Busch. Он уже упоминался П. С. Каплуновским (1967) в списке видов-сообитателей *Daphne taurica* Kotov, но более нигде для Крыма не указывался. Не было его и в гербарии Никитского ботанического сада. Авторы в 1986 г. вновь посетили сопку Мокроусова высотой около 1000 м над ур. м., западный склон которой входит в состав правого берега р. Большой Бурульчи, сделали подробное геоботаническое описание зарослей дафны, обнаружили *Isatis costata*, собрали его семена и вырастили из них на ботаническом участке Никитского сада растения, по которым проверили правильность определения. Хотя Каплуновский приводит довольно полный список видов этого местонахождения дафны, но без оценок обилия, что снижает его фитоценотическую значимость. Нам представляется оправданным уточнить геоботаническую характеристику обитания *I. costata.* Высота, на которой он произрастает, находится между Долгоруковской яйлой — на западе, Тырке — на юге и Караби-яйлой — на востоке. Она состоит из верхнеюрских известняков, местами выходящих на поверхность в виде скалистых обнажений, плит.

Растительность представлена кустарниковыми зарослями, чередующимися с травяными полянами, на которых весьма ощутимо присутствие яйлинских видов (*Rosa tschatyrdagi, Hypericum linarioides, Bupleurum exaltatum, Trifolium alpestre, Cerastium biebersteinii, Geranium sanguineum, Brachypodium pinnatum, Juniperus sabina*). Кустарниковые фитоценозы образуют крушино-кизиловую ассоциацию (Cornus mas + Rhamnus cathartica), в которой отмечены Acer stevenii 1, Fraxinus excelsior 1, Carpinus betulus +, Euonymus europaea +, E. verrucosa +, Berberis orientalis +, Ligustrum vulgare 1, Quercus petraea 1, Pyrus communis +, Cornus mas 2, Rhamnus cathartica 2, Sorbus torminalis +, S. graeca +, Ulmus suberosa +, Rosa canina +. В травяном покрове, образующем гераниево-коротконожковую ассоциацию (Brachypodium pinnatum + Geranium sanguineum), отдельными вкраплениями произрастают стланиковые подушки Juniperus sabina 2, низкие кустарники и кустарнички Daphne taurica +, Cotoneaster tauricus +, C. integerrimus +, Amygdalus nana 1, Rosa tschatyrdagi +.

В составе растительности открытых участков вершинного плато, помимо указанных яйлинских элементов, определенную роль играют луговые (*Dactylis glomerata, Elytrigia repens* и др.), лугово-степные (*Phleum phleoides, Allium rotundum, Fragaria viridis* и др.), лесо-полянные (*Origanum vulgare, Pyrethrum corymbosum* и др.) и даже лесные (*Polygonatum latifolium, P. odoratum, Silene commutata* и др.) эколого-ценотические элементы.

Ареал *Isatis costata* охватывает Заволжский и Нижне-Волжский (в европейской части страны), Иртышский и Алтайский (Западная Сибирь), Ангаро-Саянский (Восточная Сибирь), Арало-Каспийский, Прибалхашский (Казахстан)

районы, а также Северную Монголию и Тарбагатай (Буш, 1939). Местами обитания являются степи, сухие горные склоны, песчаные, каменистые и скалистые места. Этот вид — южносибирско-алтайско-казахстанского происхождения, как и совместно с ним произрастающий *Daphne taurica.* К названному флорогенетическому элементу из известных нам видов можно отнести *Viola oreades* Bieb. — растение высоких крымских яйл, произрастающее на каменистых осыпях, *Betula pendula*, редчайшие реликтовые местонахождения которой установлены высоко в горах Бабугана, *Spiraea hypericifolia*, изредка встречающуюся на скалистых южных склонах Главной гряды Крымских гор, а также и на северных в ее западной части и некоторые другие. Значит, этот элемент явно не случайного происхождения, а закономерно связан с особенностями истории формирования флоры Крыма. С этой точки зрения, находка *Isatis costata* в Крыму проливает свет на вполне определенную линию флорогенеза.

Находки новых видов на яйлах Крыма представляют существенный ботанико-географический интерес. Они дополняют картину генезиса европейско-средиземноморских (*Festuca fallax*), голарктических (*Deschampsia cespitosa, Lerchenfeldia flexuosa*) и южнопалеарктических (*Isatis costata*) элементов крымской флоры. Эти виды в Крыму имеют несомненно естественное происхождение. По всей вероятности, они попали на полуостров в плейстоцен-голоценовое время, в те моменты геологической истории, когда Крым более тесно и полнее соединялся своей северной оконечностью с югом Русской равнины, что обеспечивало миграционный обмен флорой, проникновение установленных видов в места с благоприятными для них экологическими условиями.

Произрастание всех 3 видов злаков в одном местообитании, их сходная плотнокустовая структура лугово-болотного типа (отличная от степного типа), единство экологических требований к условиям биотопа — все свидетельствует о тождественности истории их происхождения на Ай-Петринской яйле.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипов-Каратаев И. Н., Прасолов Л. И. Почвы Крымского государственного лесного заповедника и прилегающих местностей // Тр. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева АН СССР. 1933. Т. 7. 280 с. — *Буш Н. А.* Род 600. Вайда — *Isatis* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 8. С. 203—222. — *Голубев В. Н.* Биологическая флора Крыма. Никитск. ботан. сад. Ялта, 1984. 217 с. Деп. в ВИНИТИ 07.08.84, № 5770—84.— *Голубев В. Н., Корженевский В. В.* О новых флористических находках в Крыму // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 4. С. 600—602. — *Ильинская А. Ф. Alyssum smyrnaeum* C. A. Mey. — новый вид для флоры Украины // Тез. докл. VIII съезда УБО. Киев: Наук. думка, 1987. С. 14—15. — *Каплуновский П. С.* О дикорастущем волчеягоднике *Daphne altaica* Pall. как новом виде для флоры Крыма // Бот. журн. 1967. Т. 52, № 4. С. 504—508. — *Кожухаров Ст.* Род 81 (36) Пластица — *Deschampsia* P. B. // Флора на НР България. 1963. Т. 1. Р. 308—312. — *Цвелев Н. Н.* Сем. 180. *Poaceae* Barnh. (*Gramineae* Juss. nom. altern.) — Злаки // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. С. 117—368. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Clarke G. C. S.* Genus 74. *Deschampsia* // Flora Europaea. 1980. Vol. 5. P. 225—227. — *Doğan M.* Genus 36. *Deschampsia* // Flora of Turkey. 1985. Vol. 9. P. 333—334.

Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 26 VII 1988.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.543 : 631.542 :

©

Р. В. Озолинчюс

СЕЗОННАЯ РИТМИКА РОСТА ПОБЕГОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ И МЕТОДИКА ЕЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ

R. V. OZOLINCHYUS. THE SEASONAL GROWTH RHYTHMS OF SHOOTS OF WOODY PLANTS AND METHODS OF THEIR DETERMINATION

Установлены закономерности сезонной ритмики роста свободно растущих деревьев ели европейской *Picea abies* в зависимости от расположения побегов в кроне и метеорологических условий текущего года. Рассмотрены особенности корреляционных отношений между суточным приростом и размерами побегов во время условно выделенных периодов максимального и минимального роста.

Рост у растений — процесс ритмический. Ритмичность, или пульсация, роста обнаруживается не только на уровне клетки (Минина, 1965), но и при более высокой форме организации живого, например при росте органа или системы органов. К такому типу относится и рост побегов деревьев. В росте побегов можно выделить два типа ритмики — суточную и сезонную. Интересно то, что ритмика, как суточная, так и сезонная, у побегов различных древесных пород даже при одинаковых экологических условиях обычно не совпадает.

Особенно четко различия в ритмике отмечаются в течение суточного роста (Смирнов, 1964; Kairiūkštis, 1973; Калиниченко, Калиниченко, 1974). По данным В. В. Смирнова (1964), в отличие от лиственных у хвойных максимумы в текущем приросте верхушечного побега выражены более четко. Кроме того, различные древесные породы имеют неодинаковое количество максимумов прироста в течение вегетационного периода. Так, например, у сосны отмечается один, у черной ольхи два или три максимума, осина имеет два типа хода прироста в течение вегетационного сезона: прирост с одним максимумом и прирост с двумя максимумами (Смирнов, 1964; Кайрюкштис, Юодвалькис, 1970), а о сезонной ритмике роста ели европейской единого мнения нет. Смирнов (1964) отмечает, что у ели, как правило, наблюдается один максимум в текущем (5-дневном) приросте главного побега и лишь в некоторые годы после наступления такого максимума наблюдаются скачки в приросте, но они бывают значительно меньше основного максимума (исследования проведены в Новгородской обл.). По данным Л. А. Кайрюкштиса (Kairiūkštis, 1973), ритмика роста в течение вегетационного периода у ели европейской определяется ее физиологическим состоянием: хорошо развитым деревьям (I и II классов, по Крафту) свойственны два-три, а слабо развитым (IV—V классов, по Крафту) — один максимум прироста.

Как видно из вышеуказанных примеров, в работах различных авторов, посвященных изучению ритмики роста побегов древесных пород, а также влияния экологических факторов на ее величину, трудно выявить общие тенденции и закономерности изменения сезонной ритмичности. Такое положение, наверно, в основном определяется тремя причинами: во-первых, кривая динамики сезонного роста строится по результатам исследований среднего суточного прироста за различные промежутки времени (от 1—2 суток до 5—10 дней), что в конечном итоге приводит к различной интерпретации данных;

во-вторых, при определении периодов интенсивного и замедленного роста степень ритмичности (амплитуда изменений прироста, или «глубина» ритма) устанавливается в основном глазомерно, т. е. сопоставляются данные без какого-либо объективного критерия; в-третьих, не исключается влияние других обстоятельств. Так, например, по данным Ю. В. Титова (1978), одним из важных факторов, оказывающих влияние на проявление изменчивости особей в местной популяции вида по ритмам роста и развития, является внутривидовое взаимоотношение растений. В литературе также указывается на влияние азимутального положения побега на величину и ритмику его сезонного роста, хотя, надо отметить, эти данные весьма противоречивы. Так, если одни авторы (Новикова, 1965; Кищенко, 1983) говорят о существовании каких-то закономерностей (например, И. Т. Кищенко установил, что в условиях Южной Карелии на южной стороне кроны сосны обыкновенной, даже растущей в древостое, заметно выше интенсивность ростовых процессов), то другие (Молчанов, Смирнов, 1967; Якшина, Чарыкова, 1974; Гельберг, Кузнецов, 1976) полагают, что прирост побегов и его ритмика не зависят от ориентации побегов по сторонам света, а определяются степенью их освещения.

При исследовании сезонной ритмики роста необходимо изучать факторы ее определяющие. Изучая зависимость интенсивности роста побегов от какого-либо метеорологического показателя или группы показателей (в последнее время кроме корреляционного анализа все чаще применяется методика, разработанная И. Я. Лиепой (1980)), исследователи часто механически объединяют данные суточного прироста за весь период роста, а также данные суточного прироста за определенный промежуток времени (скажем, второй декады июля) различных календарных лет. В первом случае мы сталкиваемся с неточностью оценки влияния данного фактора по той причине, что в отдельные периоды роста один и тот же фактор оказывает различное влияние. Так, например, литературные данные (Кайрюкштис, Юодвалькис, 1970) говорят о том, что в условиях Литвы суточный прирост ели европейской в первой половине сезона (май—июнь) находится в тесной зависимости от среднесуточной температуры воздуха, а во второй (июль) — уже от количества осадков. Во втором случае получаем искажение оценки влияния различных метеорологических показателей из-за того, что обрабатывается неоднородный исследуемый материал, так как неизбежно сталкиваемся с изменением возраста исследуемых деревьев. А ведь возраст дерева, как известно, в большой степени (особенно в ювенильном периоде) оказывает влияние на интенсивность роста.

Целью нашей работы явилась разработка простых методов оценки сезонной ритмики роста побегов, позволяющих исключить вышеперечисленные субъективные моменты. В работе использованы данные наших наблюдений и результаты работ других авторов (Skuodienė, 1974). Объектом исследований выбрана ель европейская как одна из наиболее распространенных пород в лесах Литовской ССР (ельники занимают 17.7 % всей лесопокрытой площади) и как порода, имеющая мутовчатую структуру кроны.

Исследования проводили в одинаковых условиях местопроизрастания (C_3) на двух биофизических стационарах Литовского НИИ лесного хозяйства, где в 1974 и 1982 гг. двухлетними саженцами были созданы экспериментальные посадки ели разной первоначальной густоты (от 0.8 до 200 тыс. шт./га). Сезонную ритмику роста побегов изучали в кронах деревьев, растущих в наименьшем варианте густоты (0.8 тыс. шт./га). Здесь кроны деревьев находились на значительном расстоянии друг от друга, их корневые системы еще не смыкались. Такие деревья условно названы свободно растущими. Прирост побегов замеряли у 10—12 деревьев. Для исследований в каждой мутовке отобраны по 4 ветви, ориентированные по странам света (север, юг, запад, восток). У ведущих побегов таких ветвей определяли линейный прирост, по методике А. А. Молчанова и В. В. Смирнова (1967), при этом глазомерно оценивали пространственное

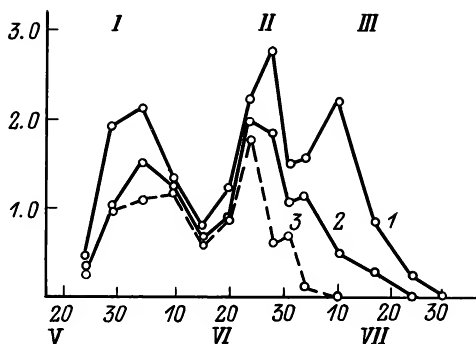


Рис. 1. Динамика суточного прироста верхушечного побега ели в течение вегетационного периода.

Высота деревьев: *1* — 2.05 м, *2* — 1.50 м, *3* — 1.05 м. *I*, *II*, *III* — первый, второй и третий периоды максимального роста. По оси абсцисс — дни, месяцы; по оси ординат — суточный прирост, см.

положение хвои и побегов, а также отмечали фенологические фазы развития, по И. Н. Елагину (1961).

Во время камеральной обработки данных по величине суточного прироста (суточный прирост изучали как средний за 5 суток) графически определены периоды максимального и минимального роста (рис. 1). По данным наших исследований, первый максимум в росте верхушечного побега ели обычно отмечается в первой декаде июня, т. е. в среднем около 7—8 VI, а второй — в третьей, т. е. в среднем около 23 VI (табл. 1). Однако в отдельные вегетационные периоды «глубина» ритма сильно различается. С целью оценить степень ритмичности мы применили несколько методов расчета.

Первый способ — это абсолютная амплитуда, т. е. разница между абсолютными величинами суточного прироста в периодах максимального и минимального роста. Мы вычислили абсолютную амплитуду A_1 и A_2, т. е. соответственно разницы между значениями суточного прироста во время первого и второго периодов максимального роста и значением суточного прироста во время периода минимального роста.

Второй способ — это относительная амплитуда, т. е. соотношение между абсолютной амплитудой и средним суточным приростом за период роста. Вычислены амплитуды $\bar{A}_1$ и $\bar{A}_2$.

Третий способ — это вычисление коэффициентов:

$$K=\frac{Z_{\max}-Z_{\min}}{Z_{\max}+Z_{\min}},$$

где $Z_{\max}$ и $Z_{\min}$ — приросты побега соответственно во время максимального и минимального роста. Чем значение коэффициента ближе к 1, тем прирост побега, переходя из максимального периода в минимальный (K_1) или из минимального в максимальный (K_2), изменяется в большей степени, другими словами, тем максимумы прироста более четко выражены.

Данные расчетов приведены в табл. 2. По данным этой таблицы составлена табл. 3, в которой все значения амплитуд и коэффициентов представлены по ряду

ТАБЛИЦА 1

Календарные даты периодов максимального и минимального роста верхушечного побега ели европейской

Год исследования	Календарная дата			Промежуток времени между первым и вторым периодами максимального роста, сут
	первый период максимального роста	период минимального роста	второй период максимального роста	
1970 *	11 VI	16 VI	21 VI	10
1971 *	8 VI	18 VI	28 VI	20
1981	10 VI	15 VI	24 VI	14
1983	26 V	2 VI	16 VI	20
1984	5 VI	11 VI	22 VI	17
1985	1 VI	13 VI	22 VI	21
1986	13 VI	25 VI	27 VI	14
1987	17 VI	19 VI	24 VI	7
В среднем	7.6±2.5 VI	14.9±2.4 VI	23.0±1.3 VI	15.4±1.8

Примечание. Здесь и в табл. 2 звездочкой отмечены данные Л. Скуодене (Skuodienė, 1974).

их увеличения. Как определить пригодность одного или другого метода для оценки степени ритмичности?

С этой целью мы вычислили соотношение между максимальной и минимальной величиной. Это соотношение, по нашему мнению, должно показать степень «чувствительности» того или иного способа. Чтобы в некоторой мере исключить субъективность, взяли по 3 крайних значения (максимальные и минимальные). Оказалось, что такие соотношения следующие: A_1 —3.39; $\bar{A}_1$ — 2.98; K_1 —2.36; A_2 — 4.92; $\bar{A}_2$ — 3.40; K_2 — 2.41.

Из этого следовало бы заключить, что наилучшим является первый способ, т. е. абсолютные амплитуды, так как A_1 и A_2 оказались с наибольшими значениями. Однако это не совсем так. Абсолютная амплитуда приемлема только в том случае, когда изучаются древесные растения одного возраста. При изучении же разновозрастных деревьев она не исключает влияния возраста. Например, возьмем 1983 г. По абсолютной амплитуде A_1 (изучались двухлетние деревья) в этом году была наименьшая ритмичность, но когда изучаем относительные значения ($\bar{A}_1$, K_1), что позволяет в некоторой степени исключить влияние возраста на ритмичность роста в течение интенсивного периода роста, то 1983 г. уже относится к году с периодом роста, в котором наблюдалась наибольшая ритмичность. Наверное, только показатели A_1 и K_1, а также $\bar{A}_2$ и K_2 сопоставимы. Из их сопоставления следует, что наиболее пригодными являются $\bar{A}_1$ и $\bar{A}_2$ (соответственно 2.98>2.36 и 3.40>2.41), т. е. относительная амплитуда, вычисленная как соотношение между абсолютной амплитудой и средним суточным приростом за весь период роста.

На следующем этапе работы мы попытались оценить, насколько похожи ряды значений, вычисленных этими тремя способами. Для этого предлагаем такую формулу:

$$R=\frac{1}{n}\sum_{j=1}^{n}|i_t-i_k|,$$

где R — показатель различия по ряду значений, i_t и t_k — порядковые номера по величине значения изучаемой ампли-

ТАБЛИЦА 2

Степень ритмичности роста верхушечного побега ели европейской

Календарный год	Возраст дерева, лет	Продолжительность роста, сут	Средний прирост, см				Амплитуда		Относительная амплитуда		Коэффициент	
			средний за весь период роста	в первый период максимального роста	в период минимального роста	во второй период максимального роста	A_1	A_2	$\bar{A}_1$	$\bar{A}_2$	K_1	K_2
1970*	11	61	0.73	1.24	0.80	1.40	0.44	0.60	0.60	0.82	0.22	0.27
1971*	12	66	0.58	1.00	0.64	0.99	0.36	0.35	0.62	0.60	0.22	0.21
1981	8	64	1.17	1.87	0.92	2.16	0.95	1.24	0.81	1.06	0.34	0.40
1983	2	48	0.11	0.24	0.07	0.26	0.14	0.19	1.27	1.73	0.45	0.58
1984	3	43	0.29	1.00	0.20	0.25	0.80	0.05	2.75	0.17	0.67	0.11
1985	5	66	0.38	0.67	0.33	0.85	0.34	0.52	0.89	1.37	0.34	0.44
1986	6	60	0.54	1.45	0.35	0.68	1.10	0.33	2.04	0.61	0.61	0.32
1987	7	76	0.61	1.48	0.82	1.79	0.66	0.97	1.08	1.59	0.29	0.37

ТАБЛИЦА 3

Амплитуды суточного прироста верхушечного побега по порядку их увеличения

A_1		$\bar{A}_1$		K_1		A_2		$\bar{A}_2$		K_2	
календарный год	значение, см	календарный год	значение, см	календарный год	значение, см	календарный год	значение, см	календарный год	значение, см	календарный год	значение, см
1983	0.14	1970	0.60	1970	0.22	1984	0.05	1984	0.17	1984	0.11
1985	0.34	1971	0.62	1971	0.22	1983	0.19	1971	0.60	1971	0.21
1971	0.36	1981	0.81	1987	0.29	1986	0.33	1986	0.61	1970	0.27
1970	0.44	1985	0.89	1981	0.34	1971	0.35	1970	0.82	1986	0.32
1987	0.66	1987	1.08	1985	0.34	1985	0.52	1981	1.06	1987	0.37
1984	0.80	1983	1.27	1983	0.45	1970	0.60	1985	1.37	1985	0.40
1981	0.95	1986	2.04	1986	0.61	1987	0.97	1987	1.59	1981	0.44
1986	1.10	1984	2.75	1984	0.67	1981	1.24	1983	1.73	1983	0.58

туды (коэффициента) соответственно в t- и k-варианте, n — количество исследуемых пар значений.

Показатель различия по ряду значений прост и легко определяем. Его использование особенно удобно в тех случаях, когда такие расчеты необходимо проводить в полевых условиях.

Оказалось, что наибольшие различия по ряду значений между $A_{1,2}$ и $\bar{A}_{1,2}$ (R=1.75—2.25), а также между $A_{1,2}$ и $K_{1,2}$ (R=2.00—2.50). Это и понятно по вышеобсужденным причинам. Показатели $\bar{A}_{1,2}$ и $K_{1,2}$ дают очень близкие значения по ряду распределений (R=0.50—0.75).

Теперь вопрос состоит в том, какой показатель — $\bar{A}$ или K — выбрать в качестве критерия оценки степени ритмичности.

Однозначного ответа нет. В тех случаях, когда есть данные (или возможности их собрать) за весь период роста, для оценки степени ритмичности следовало бы использовать относительную амплитуду $\bar{A}$, а в тех случаях, когда такой возможности нет и мы располагаем лишь данными за период интенсивного роста, вполне пригодны коэффициенты K. В общем эти коэффициенты взаимозаменяемы, так как отличаются высокой корреляцией (r). Зависимость выражается следующими уравнениями:

$$\bar{A}_1=0.122+0.215K_1 \qquad (r=0.959),$$
$$\bar{A}_2=0.097+0.242K_2 \qquad (r=0.903).$$

При изучении влияния различных метеорологических факторов на ритмику роста побегов лучше всего также использовать аналогичные коэффициенты метеорологических показателей. В нашем случае мы попытались рассмотреть лишь коэффициенты среднесуточной температуры воздуха (t_1 и t_2).

Корреляционный анализ позволил установить следующую закономерность: максимумы суточного прироста, обычно наблюдаемые в июне, в большей степени выражены в том году, когда в исследуемом промежутке времени фиксируются и наибольшие изменения среднесуточной температуры воздуха (рис. 2). Перепадом среднесуточных температур воздуха в периодах максимального прироста объясняется 70—75 % всех изменений прироста верхушечного побега. Интересно то, что изменением среднесуточной температуры воздуха можно объяснить около 80 % колебаний амплитуды суточного прироста верхушечного побега во время первого максимального периода роста (в среднем 7—8 VI) и лишь 61 % — во время второго (в среднем 23 VI). Это в какой-то степени подтверждает ранее высказанную другими авторами (Кайрюкштис, Юодвалькис, 1970) мысль, что к концу вегетационного роста среднесуточная температура воздуха все в меньшей мере проявляется как фактор, лимитирующий процессы роста древесных растений.

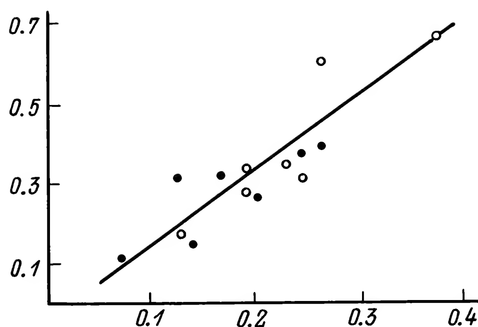


Рис. 2. Зависимость коэффициента изменений суточного прироста верхушечного побега ели от коэффициента среднесуточной температуры воздуха, описываемая уравнением $K=-0.03+1.82t$ $(r=0.861)$.

Белыми кружками обозначен коэффициент K_1, *черными* — K_2. По оси абсцисс — коэффициент изменения среднесуточной температуры воздуха; по оси ординат — коэффициент изменения суточного прироста.

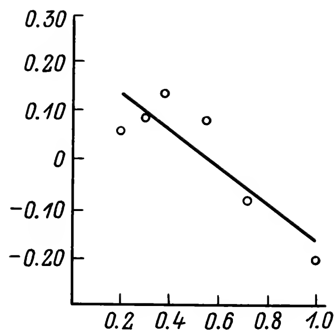


Рис. 3. Зависимость разницы суточного прироста во время второго и первого периодов максимального роста от положения побега в кроне, выражаемая уравнением $y=0.206-0.372x$ $(r=0.881)$.

По оси абсцисс — относительная высота кроны, отн. ед.; по оси ординат — разница суточного прироста, см.

$$K_1=-0.13+2.26t_1 \qquad (r=0.895),$$
$$K_2=0.06+1.25t_2 \qquad (r=0.783),$$

Степень изменения суточного прироста верхушечного побега ели европейской в зависимости от степени изменения среднесуточной температуры воздуха выражается следующими уравнениями:
где K_1 и K_2 — коэффициенты изменения суточного прироста во время первого и второго периодов максимального роста соответственно, t_1 и t_2 — коэффициенты изменения среднесуточной температуры воздуха во время первого и второго периодов максимального роста соответственно.

По данным K_1, K_2 и t_1, t_2 построили прямую:

$$K=-0.03+1.82t \qquad (r=0.861),$$

где K — коэффициент изменения суточного прироста во время первого и второго периодов максимального роста, t — коэффициент изменения среднесуточной температуры воздуха во время первого и второго максимального роста. Все три уравнения верны при изменении t в пределах от 0.05 до 0.40.

Результаты исследований показывают, что ритмичность свойственна и росту побегов боковых ветвей. Однако при переходе от апикальной части кроны

ТАБЛИЦА 4

Суточный прирост побегов 10-летней свободно растущей ели европейской (1981 г.)

№ мутовки сверху	Суточный прирост, см				Продолжительность роста, сут
	в первый период максимального роста	в период минимального роста	во второй период максимального роста	средний за весь период роста	
Верхушечный побег	1.87±0.17	0.92±0.05	2.16±0.11	1.17±0.09	64.4±1.3
1	1.15±0.06	0.64±0.05	1.35±0.09	0.73±0.02	53.4±2.8
2	1.05±0.04	0.47±0.02	1.12±0.04	0.66±0.02	46.7±0.9
3	0.86±0.02	0.36±0.02	0.78±0.04	0.54±0.01	45.1±1.1
4	0.78±0.04	0.34±0.02	0.64±0.03	0.48±0.01	43.7±0.9
5	0.70±0.03	0.34±0.03	0.62±0.04	0.45±0.01	42.0±0.9
6	0.62±0.03	0.30±0.03	0.56±0.04	0.38±0.01	43.4±1.0

к базальной снижаются не только продолжительность роста и суточный прирост (как средний, так и отдельные периоды роста), что показано в табл. 4, но изменяется и ритмика, т. е. происходит «затухание» роста (суточный прирост во второй период максимального роста по сравнению с суточным приростом в первый период максимального роста снижается). Например, если у 10-летней ели прирост побегов, расположенных в верхних мутовках, во время второго периода максимального роста был на 7—17 % (или на 0.15—0.20 см) больше, чем суточный прирост во время первого периода максимального роста, то в нижних мутовках уже на 10—20 % (или на 10—15 см) меньше. Эту закономерность хорошо иллюстрирует рис. 3. К аналогичному заключению пришла и Е. Г. Минина (1965), исследовавшая рост побегов дуба черешчатого. Кроме того, она отмечает, что у побегов, расположенных на более низких ярусах кроны, не только снижается амплитуда колебаний, но и нарушается синхронность. Наши данные указывают на то, что у ели европейской синхронность роста всех побегов сохраняется в течение интенсивного роста (начиная со второй декады мая и кончая второй декадой июня). В дальнейшем (начиная со второй декады июня) такой синхронности не наблюдается.

Первый максимум роста побегов обычно отмечается в фазе развертывания листьев (хвоя разъединяется по всей длине побега), а второй — 5—7 дней перед полным распрямлением побегов (до того побеги бывают повислыми).

Вычислили коэффициенты K_1 и K_2 ритмики роста побегов в каждой мутовке. Оказалось, что коэффициент K_1 при переходе от апикальной части кроны к базальной мало различается, а коэффициент K_2 имеет тенденцию снижения. Это говорит о том, что, исследуя ритмику роста ели европейской, особенно в первой половине вегетативного роста, не обязательно брать исключительно верхушечные побеги. Для этой цели вполне пригодны и побеги боковых ветвей, но лишь верхних мутовок, так как такие побеги в это время имеют наибольший коэффициент изменения прироста K_2. Вообще при исследовании ритмики роста побегов надо иметь в виду, что точность результатов повысится при условии, если будут исследоваться побеги ветвей, расположенных в верхних мутовках, или верхушечный побег, так как именно такие побеги не только имеют более высокие абсолютную и относительную амплитуды колебаний, но и отличаются более продолжительным ростом (табл. 4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гельберг Н. Т., Кузнецов С. И. К построению математической модели динамики структуры кроны хвойных пород // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37, № 2. С. 292—297. — *Елагин И. Н.* Методика определения фенологических фаз у хвойных // Бот. журн. 1961. Т. 46, № 7. С. 984—992. — *Кайрюкштис Л. А., Юодвалькис А. И.* Особенности роста деревьев в свете дендрохронологических и дендроклиматологических исследований // Лесоведение. 1970. № 3. С. 29—34. — *Калиниченко Е. П., Калиниченко В. П.* Влияние температуры и влажности воздуха на прирост по высоте подроста хвойных пород в условиях влажности почвы, близкой к оптимальной // Экология. 1974. № 3. С. 43—50. — *Кищенко И. Т.* Сезонный рост побегов и хвои сосны в разных частях кроны // Лесоведение. 1983. № 3. С. 27—32. — *Лиепа И. Я.* Динамика древесных запасов. Прогнозирование и экология. Рига: Зинатне, 1980. 172 с. — *Минина Е. Г.* О пульсирующем росте растений // Общие закономерности роста и развития растений. Вильнюс: Минтис, 1965. С. 219—222. — *Молчанов А. А., Смирнов В. В.* Методика изучения прироста древесных растений. М.: Наука, 1967. 100 с. — *Ненюхин В. Н.* Суточная динамика роста терминальных побегов сосны обыкновенной // Лесн. журн. 1969. № 3. С. 145—147. — *Новикова А. А.* Сезонный ритм роста однолетних побегов некоторых древесных пород // Общие закономерности роста и развития растений. Вильнюс: Минтис, 1965. С. 259—262. — *Смирнов В. В.* Сезонный рост главнейших древесных пород. М.: Наука, 1964. 168 с. — *Титов Ю. В.* Эффект группы у растений. Л.: Наука, 1978. 152 с. — *Якшина А. М., Чарыкова Л. А.* Строение кроны по порядкам ветвления у сосны обыкновенной в культурах разной густоты // Лесоведение. 1974. № 4. С. 33—41. — *Kairiūkštis L.* *Mišrių* eglynų formavimas ir kirtimai. Vilnius: Mintis, 1973. 360 p. — *Skuodienė L.* Šviesa, auksinas ir eglių augimas // Girios. 1974. N 8. P. 7—8.

Литовский научно-исследовательский институт лесного хозяйства, п/о Гирионис.

Получено 16 V 1988.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.542.1 (470.2)

©

С. Н. Сорокин

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *POACEAE* СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

S. N. SOROKIN. CHROMOSOME NUMBERS IN MEMBERS OF THE *POACEAE* FAMILY FROM THE NORTH-WEST OF THE EUROPEAN PART OF THE USSR

Все перечисленные ниже гербарные образцы хранятся в гербарии лаборатории биосистематики и цитологии БИН АН СССР, г. Ленинград.

Agrostis tenuis Sibth., **2n=28.** Ленинградская обл., окр. ст. Кавголово, 1988 г., № 30; окр. ст. Торковичи, 1988 г., № 31.[1]

Alopecurus aequalis Sobol., **2n=14, 28.** Ленинградская обл., окр. пос. Елизаветино, 1988 г., № 22.

A. arundinaceus Poir., **2n=28.** Ленинградская обл., окр. пос. Большие Ижоры, 1988 г., Цвелев.

A. geniculatus L., **2n=28, 28+B.** Ленинградская обл., окр. ст. Стрельна, 1988 г., № 19.

A. pratensis L., **2n=28, 28+B.** Ленинградская обл., окр. ст. Стрельна, 1988 г., № 16; **2n=28, 28+B.** ЛатвССР, близ Риги, окр. ст. Царникава, 1988 г., № 17.

Anthoxanthum odoratum L., **2n=20.** Ленинградская обл., окр. ст. Стрельна, 1988 г., № 32; ЛатвССР, окр. ст. Царникава, 1988 г., № 33.

Calamagrostis epigeios (L.) Roth., **2n=56.** Ленинградская обл., окр. ст. Мурино, 1988 г., № 43; Новгородская обл., окр. ст. Мстинский Мост, 1988 г., № 44.

Cinna latifolia (Trev.) Griseb., **2n=28.** Новгородская обл., окр. ст. Мстинский Мост, 1988 г., Цвелев.

Deschampsia cespitosa (L.) Beauv., **2n=26.** Ленинградская обл., окр. ст. Торковичи, 1988 г., № 63.

Festuca arundinacea Schreb., **2n=42, 42+B.** Ленинградская обл., окр. ст. Торковичи, 1988 г., № 53.

Helictotrichon pubescens (Huds.) Pilg., **2n=14, 14+1—2B.** Ленинградская обл., окр. ст. Стрельна, 1988 г., № 55.

Milium effusum L., **2n=28.** Новгородская обл., окр. ст. Мстинский Мост, 1988 г., № 60, Цвелев.

Trisetum flavescens (L.) Beauv., **2n=28.** Ленинградская обл., окр. ст. Старый Петергоф, 1988 г., № 61.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 28 XI 1989.

[1] В тех случаях, когда фамилия коллектора не указана, им является автор статьи.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 58(47+57)

©

КУВАЕВ ВЛАДИМИР БОРИСОВИЧ
(к 70-летию со дня рождения)

E. E. SYROECZKOVSKI, N. G. VASILJEV, E. W. ROGACZEVA, B. I. SCHEFTEL.
KUVAYEV VLADIMIR BORISOVICH (TO HIS 70-TH ANNIVERSARY)

Исполнилось 70 лет В. Б. Куваеву — флористу, ботанико-географу, специалисту по лекарственным растениям и высотному распределению флоры. В. Б. родился 23 VIII 1918 г. в Солнечногорском р-не Московской обл. Закончить 10 классов В. Б. не смог: родители не имели возможности обеспечить шестерых детей, нужно было устраиваться на стипендию, поэтому в 1934 г. он поступил в Битцевский с.-х. техникум. Там большое влияние на В. Б. оказал преподаватель ботаники В. П. Рождественский, который помог ему сделать окончательный выбор профессии. По окончании техникума В. Б. получил специальность агронома-семеновода и в счет 5 %-ной брони был направлен в вуз. В 1938 г. он выдержал положенные 7 вступительных экзаменов на биофак МГУ и вскоре определился в геоботанический кружок при кафедре геоботаники, которой заведовал профессор В. В. Алехин.



В свою первую экспедицию В. Б. отправился студентом по окончании 1-го курса летом 1939 г. Маршрут, которым шла самодеятельная студенческая группа, пролегал от Красной Поляны через Главный Кавказский хр. на Сухуми. Яркие впечатления от этой поездки оказали большое влияние на весь научный путь начинающего ботаника. С тех пор почти каждый полевой сезон В. Б. проводил в экспедициях, преимущественно в горах.

Летом 1941 г. он работал в заповеднике Аксу-Джабаглы (Таласский Алатау), там его застала война. В сентябре 1941 г. Куваев поступил в Военную академию химической защиты. По окончании академии воевал в составе Юго-Западного, 2-го, 3-го Украинских фронтов. На фронте вступил в партию.

В сентябре 1945 г. в звании ст. лейтенанта В. Б. был демобилизован из Мёдлинга (Австрия) для завершения высшего образования и восстановился на IV курсе биофака МГУ; кафедрой геоботаники продолжал руководить профессор Алехин. В первую послевоенную экспедицию В. Б. едет со своим руководителем И. Г. Серебряковым в Хибины. Там возникло второе пожизненное увлечение — Крайним Севером. В этой экспедиции В. Б. под руководством Серебрякова освоил прокладку профилей для изучения высотного распределения растений,приступил к изучению мхов и лишайников. Весной 1947 г. он защищает дипломную работу и

вместе с И. Г. Серебряковым сдает в печать первую научную работу «Материалы о высотном распространении растений в условиях Хибинских гор» (вышла в 1951 г.).

В 1947 г. В. Б. был зачислен аспирантом на кафедру геоботаники. Профессор Алехин скончался, и официальными руководителями В. Б. были вначале зав. кафедрой высших растений профессор К. И. Мейер, а затем принявший кафедру геоботаники профессор С. С. Станков. Для сбора материала о высотном распределении растений на Севере нужны были средства; В. Б. заключил договор с Министерством сельского хозяйства РСФСР на землеустройство оленьих пастбищ Приполярного Урала и выехал в Саранпауль, где принял геоботанический отряд. В 1948—1949 гг. (одновременно с выполнением землеустроительных работ) был собран материал для кандидатской диссертации «Высотное распределение растительного покрова Ляпинского Урала» (назвать Приполярным было нельзя — тогда защиту сделали бы закрытой).

По окончании аспирантуры В. Б. Куваев был распределен в Черновицкий университет. Но интерес к Северу берет верх, и В. Б. обращается в Академию наук СССР с просьбой направить его в Якутский филиал АН СССР. В 1951 г. просьба была удовлетворена, и Куваев начинает работать в Якутии. Там он руководит отрядом по выявлению и оценке кормовых угодий для крупного животноводства, работавшим на нижнем Алдане, в Олекминском и Ленском районах. Должного взаимопонимания с руководством, однако, достигнуто не было — В. Б. не мог поддерживать разведение кукурузы в колхозах Якутии и ратовать за распашку естественных лугов по р. Лене под полевое кормодобывание. В 1952 г. защищена кандидатская диссертация. В 1954 г. В. Б. переходит на оленеводческую тематику и работает в горах Западного Верхоянья по изучению оленьих пастбищ Томпонского р-на. Удалось продолжить исследования высотного распределения растений в Верхоянских горах. Тем не менее в 1955 г. он покидает эту притягательную для любого естественника страну. Материалы якутского периода В. Б. оформил в виде докторской диссертации «Растительность равнинной части Якутии в связи с динамикой ландшафтов», которую успешно защитил в БИН АН СССР в 1968 г.

С 1955 г. молодой кандидат наук работает во Всесоюзном институте лекарственных и ароматических растений (ВИЛАР). После полюса холода — сразу в самые жаркие края Советского Союза: принятая им Таджикская экспедиция работала на Вахше, в безводных горах Тамчи и Ганджина. Затем он изучал лекарственные средства тибетской медицины в Забайкалье, совершил ряд ресурсных и поисковых экспедиций в районы Средней Азии, Кавказа и Сибири. В ВИЛР В. Б. создал специализированный гербарий, который был внесен в международный справочник по гербариям мира; на его основе были начаты хемосистематические исследования. В последнее время В. Б. заведовал отделом ботаники института. В 1969 г. при реорганизации ВИЛР из него ушло много специалистов по лекарственным растениям, в их числе и В. Б. В 1969 и 1970 гг. он принимал участие в экспедиции Лимнологического института СО АН СССР в почти неисследованных горах Путорана. Итогом явилась монография «Высотное распределение растений в горах Путорана» (Наука, 1980).

В 1970 г. В. Б. был приглашен на работу в Томский университет и назначен заведующим лабораторией флоры и растительности при НИИ биологии и биофизики ТГУ, руководил экспедициями на Алтай и в Забайкалье. Однако дети в сибирском климате постоянно болели, и поэтому пришлось возвращаться в Москву.

С 1972 г. В. Б. заведует кафедрой ботаники в Московской ветеринарной академии (МВА). Чтение лекций, ведение практикумов по ботанике оказались новым и очень увлекательным делом. В МВА по-новому раскрылись организаторские способности В. Б. Он организовал полевую практику, изучение накопления действующих веществ в ядовитых растениях в зависимости от географической широты и других факторов на примере Урала, подготовил учебник ботаники

применительно к профилю МВА (опубликовать его не удалось). В 1973 г. В. Б. получает звание профессора по кафедре ботаники.

В 1976 г. профессор В. Б. Куваев переходит на работу в Центральную лабораторию охраны природы МСХ СССР, в дальнейшем преобразованную во ВНИИ охраны природы и заповедного дела (ВНИИ природа). Он участвует в подготовке «Красной книги СССР» 1-го и 2-го изданий. В экспедиционных выездах на хр. Колымский (Магаданская обл.) и Камчатку завершен сбор материалов о высотном распределении растений в горах советской Субарктики. В 1977 г. были начаты стационарные наблюдения за динамикой растительности вырубок и лугов в подзоне средней тайги на Енисее, которые продолжаются и сейчас. В это время подготовлен обобщающий труд «Холодные гольцовые пустыни» (Наука, 1985).

В 1985 г. В. Б. вновь переходит на работу в ВИЛР, где становится заместителем начальника по научной работе Среднеазиатской экспедиции, образованной по обращению Совмина Киргизской ССР и указанию Министерства медицинской промышленности СССР. Экспедиция вела крупномасштабное картирование ресурсов эфедры хвощевой, эфедры средней и еще 12 видов важнейших лекарственных растений Средней Азии. Результат исследований экспедиции мог бы вылиться в ценную монографическую работу по ресурсам этих видов в Киргизии и разработку научно обоснованного режима эксплуатации эфедры на основе стационарных площадок, на которых были начаты многолетние наблюдения. Смена руководства ВИЛР оборвала эти работы, хотя основная часть маршрутных полевых исследований уже была проведена. К научной отдаче экспедиция успела только приступить.

С 1987 г. В. Б. работает в Институте эволюционной морфологии и экологии животных (ИЭМЭЖ) АН СССР в лаборатории экологических основ охраны и рационального использования позвоночных животных. Он продолжает стационарные и маршрутные наблюдения на среднем Енисее, совместно с руководимой им сотрудницей Саяно-Шушенского заповедника А. Е. Сонниковой прокладывает профили для выявления закономерностей высотного распределения растений в Западном Саяне.

В 1976 г. бывший преподаватель Битцевского техникума В. П. Рождественский передал В. Б. Куваеву список растений окрестностей техникума (располагавшегося в усадьбе Знаменское-Садки, где сейчас находится ВНИИ природа). На его основе в 1977 г. В. Б. возобновил долговременные мониторинговые наблюдения за местной конкретной флорой, которые и по сей день он ведет совместно с М. Л. Шелгуновой. Результаты наблюдений за последние 10 лет представлены в печать в виде монографии.

Профессор В. Б. Куваев имеет около 170 опубликованных научных работ, в их числе 2 монографии, 2 брошюры; он автор 4 изобретений, из которых 2 защищены авторскими свидетельствами; отредактировал 8 книг. Ветеран Великой Отечественной войны и труда. Награжден орденом Отечественной войны II степени и 15 медалями.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. Б. КУВАЕВА

1951. Материалы о высотном распространении растений в условиях Хибинских гор // Учен. зап. МГПИ. Т. 19, вып. 1. С. 49—74. (Совместно с И. Г. Серебряковым).

1952. Высотное распределение растительного покрова Ляпинского Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 15 с.

Изменение природы северной тайги под воздействием выпаса // Вестн. МГУ. № 3. С. 67—75.

1954. О кормовой базе в Якутии // Материалы межфил. совещания по

проблеме «Создание прочной кормовой базы животноводства». Фрунзе: Изд-во Кирг. ФАН СССР. С. 277—280.

1955. Луга и пастбища Олекминского района ЯАССР // Тр. Ин-та биологии ЯФ АН СССР. Вып. 1. С. 103—135.

1956. Растительность Восточного Верхоянья // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Вып. 2. С. 133—186.

1957. Растительный покров юго-западной Якутии и его кормовые ресурсы // Материалы о природных условиях и сельском хозяйстве юго-запада Якут. АССР. М.: Изд-во АН СССР. Вып. 2. С. 112—291.

1958. О двух интересных кормовых растениях на северо-востоке Якутии // Изв. АН СССР. Сер. 5. № 2. С. 222—226. (Совместно с А. Д. Егоровым).

Резервы улучшения кормовой базы в Якутии // Животноводство. № 5. С. 60—66.

Чозения и иван-чай широколистный — интересные кормовые растения северного оленя // Науч. сообщ. ЯФ СО АН СССР. Вып. 1. С. 92—95. (Совместно с А. Д. Егоровым).

Чозения и иван-чай широколистный — кормовые растения северного оленя // Бюл. науч.-техн. информ. Якут. НИИ сел. хоз-ва. № 2. С. 24—27. (Совместно с А. Д. Егоровым).

1959. К характеристике растительности Приполярного Урала // Материалы по классификации растительности Урала: Тез. докл. Свердловск: Изд-во УФ АН СССР. С. 56—59.

Лекарственно-техническое сырье (каталог). М.: ВО Союзхимэкспорт. 59 с. (Совместно с А. А. Краевским, А. И. Лесковым).

О двух интересных кормовых растениях северного оленя // Природа. № 4. С. 101—103. (Совместно с А. Д. Егоровым).

1960. Закономерности распределения растительного покрова Западного Верхоянья // Проблемы ботаники. Т. V. Материалы по изучению флоры и растительности высокогорий. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 72—84.

1961. К выделению пояса холодных каменных пустынь в горах севера Евразии // Бот. журн. Т. 46, № 3. С. 337—347.

Кормовые растения северного оленя в Томпонском районе Якутской АССР (Верхоянский хребет) // Материалы по растительности Якутии. Л.: Изд-во АН СССР. С. 106—189. (Совместно с В. П. Самариным).

Предварительная химическая оценка лекарственных растений тибетской медицины, произрастающих в Забайкалье // Тр. Ленингр. хим.-фарм. ин-та. Т. 12. Вопросы фармакогнозии. С. 213—262. (Совместно с К. Ф. Блиновой).

1962. Анабазис безлистный // Атлас лекарственных растений СССР. М.: Медгиз. С. 38—41; Истод тонколистный. С. 210—211; Кукуруза. С. 268—269; Ольха серая. С. 400—401; Пырей ползучий. С. 470—471; Сосна обыкновенная. С. 522—523; Хвощ полевой. С. 584—585; Череда трехраздельная. С. 622—623.

Белена черная — новый вид во флоре Якутии // Учен. зап. Якут. гос. ун-та. № 12. С. 94—95. (Совместно с В. П. Самариным).

Данные к определению Забайкалья как ботанико-географической единицы и его районирование // Тр. Вост.-Сиб. биол. ин-та СО АН СССР. Ботаника. Вып. 1. С. 14—32.

Добуны р. Амги, их почвы, растительность и происхождение (Автореф. статьи) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 67. № 3. С. 146.

К геоботанической характеристике Приполярного Урала. Вып. 28. С. 39—43.

Новое в медицинском применении пиона уклоняющегося // Мед. пром-сть СССР. № 5. С. 57—59. (Совместно с М. Н. Коноваловым, З. А. Трутневой).

Перспективы исследования среднеазиатских растений, применявшихся в древней медицине Ирана // Тез. конф. мол. ученых-биологов МГУ. М.: Изд-во МГУ. С. 123—125.

1963. Лактоны плодов дягиля чимганского (*Archangelica tschimgani-*

са) // Журн. общ. химии. Т. 33, вып. 8. С. 2744—2746. (Совместно с Г. К. Никоновым, Р. К. Веремей).

1964. Ботанико-географический профиль через левобережье Амура и Южную Якутию // Бот. журн. Т. 49, № 4. С. 511—522.

Добуны р. Амги, их почвы, растительность и происхождение // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 69, № 3. С. 98—109. (Совместно с В. П. Самариным).

Живокость *Delphinium confusum* М. Pop. — новое лекарственное растение // Бот. журн. Т. 49, № 7. С. 997—1002. (Совместно с М. И. Власовым, И. А. Губановым).

Лактоны горичника моголтавского (*Peucedanum mogoltavicum* Korov.) // Журн. общ. химии. Т. 34, вып. 3. С. 1020—1024. (Совместно с Г. К. Никоновым).

Оленьи пастбища Верхоянья и возможности рационализации их использования // Проблемы Севера. Комис. по пробл. Севера СОПС АН СССР и Госплана СССР. М.: Наука. Вып. 8. С. 280—289.

1965. Итоги работ экспедиций ВИЛАР по изучению ресурсов дикорастущих лекарственных растений // Раст. ресурсы. Т. 1, № 4. С. 533—541. (Совместно с И. А. Губановым, Д. С. Ивашиным, М. М. Молодожниковым, А. И. Шретером).

Лекарственные растения тибетской медицины Забайкалья // Тр. Ленингр. хим.-фарм. ин-та. Т. 19. Вопросы фармакогнозии. Вып. 3. С. 163—178.

Методика и перспективы работ по поискам новых лекарственных растений // Проблемы современной ботаники. Т. 2. М.: Наука. С. 183—188.

Новый район промышленных зарослей горной эфедры // Мед. пром-сть СССР. № 11. С. 46—49. (Совместно с М. И. Власовым).

Понятия голо- и ценоареала на примере некоторых лекарственных растений // Бот. журн. Т. 50, № 8. С. 1121—1126.

Химическое изучение горичника щетинистого *Peucedanum hystrix* Bge. // Мед. пром-сть СССР. № 7. С. 18—21. (Совместно с Г. К. Никоновым).

Химическое изучение плодов дягиля чимганского // Тр. БИН АН СССР. Сер. 5. Вып. 12. С. 54—57. (Совместно с Г. К. Никоновым, Р. К. Веремей).

1966. Классификация растительности южной части Якутии на ландшафтной основе // Бот. журн. Т. 51, № 11. С. 1564—1579.

Природные сырьевые ресурсы для производства пеуцеданина // Раст. ресурсы. Т. 2, вып. 2. С. 223—230.

1967. Ландшафтно-ботаническая классификация на примере Якутии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 72, № 4. С. 140—141.

1968. Инструкция по сбору и сушке корней и корневищ марены красильной (грузинской разновидности) // Ресурсы дикорастущих лекарственных растений СССР. Л.: Наука. Вып. 1. С. 178—179.

Инструкция по сбору и сушке травы полыни таврической // Там же. С. 181—182. (Совместно с М. И. Власовым).

К флоре Приполярного Урала и сопредельных низменностей // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР. Вып. 69. С. 158—200.

Растительность равнинной части Якутии в связи с динамикой ландшафтов: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. М. 55 с.

Ресурсы марены грузинской в Азербайджанской ССР и Чечено-Ингушской АССР // Лекарственные растения. Возделывание. Тр. ВИЛАР. Т. 13. С. 477—486. (Совместно с В. Г. Поляковой).

Ресурсы марены красильной (грузинской разновидности) в Дагестане и Северном Азербайджане // Ресурсы дикорастущих лекарственных растений СССР. Л.: Наука. Вып. 1. С. 128—134. (Совместно с П. Х. Бековой).

Ценоареал и природные ресурсы полыни таврической *Artemisia taurica* Willd. // Лекарственные растения. Возделывание. Тр. ВИЛАР. Т. 13. С. 487—498. (Совместно с М. И. Власовым).

1969. Актинидия; Белена; Белладонна // С.-х. энциклопедия. 4-е изд. М.: Сов. энциклопедия. Т. 1. С. 1199.

1970. Лишайники и мхи Приполярного Урала и прилегающих равнин // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР. Вып. 70. С. 61—92.

Пути расселения и переживания видов растений на примере юго-западной Якутии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 75, вып. 6. С. 56—66.

1971. Горичник Морисона // С.-х. энциклопедия. 4-е изд. М.: Сов. энциклопедия. Т. 2. С. 39.

Исследование растений сем. *Caryophyllaceae* на наличие тритерпенового сапонина — гипсозида // Раст. ресурсы. Т. 7, вып. 3. С. 386—390. (Совместно с Д. Х. Юханановым, И. Н. Сокольским, Э. П. Зинкевичем).

К флоре бассейна озера Някшингда (юг Путораны) // Бот. журн. Т. 56, № 2. С. 230—245. (Совместно с Н. С. Водопьяновой, С. Ю. Андрулайтисом).

(Рец.) *Крылов Г. В.* Травы жизни и их искатели. Новосибирск. 1969 // Раст. ресурсы. Т. 7, вып. 1. С. 146—149.

Лиственница на юге гор Путорана // Лесоведение. № 5. С. 37—45.

Новый вид *Acanthophyllum* C. A. Mey. из секции *Oligosperma* Schischk. // Изв. АН ТССР. № 5.

Об одной разновидности полыни таврической (*Artemisia taurica* Willd.) // Нов. сист. высш. раст. Т. 8. С. 240—243. (Совместно с Д. А. Пакалном).

Систематические взаимоотношения и распространение *Acanthophyllum paniculatum* Regel и *A. gypsophiloides* Regel — источников сапонинов // Раст. ресурсы. Т. 7, вып. 4. С. 529—534. (Совместно с Д. Х. Юханановым).

1972. Ареал как объемное понятие (на примере некоторых лекарственных растений) // Ресурсы дикорастущих лекарственных растений. М.: ВИЛР. Т. 2. С. 59—60.

Вторая научная конференция по проблеме «Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей» // Бот. журн. Т. 57, № 11. С. 1487—1488.

Лапчатка гусиная // С.-х. энциклопедия. 4-е изд. М.: Сов. энциклопедия. Т. 3. С. 592.

Монголо-даурский элемент во флоре Бурятии // Тез. докл. к науч. конф. «Флора, растительность и растит. ресурсы Забайкалья и сопред. областей». Чита. Вып. 3. С. 7—8.

Некоторые закономерности высотного распределения растений // Бот. журн. Т. 57, № 9. С. 1108—1115.

Новинки для флоры юга гор Путорана. 1 // Бот. журн. Т. 57, № 7. С. 813—817.

Перспективы поисков мангиферина в отечественной флоре // Раст. ресурсы. Т. 8, вып. 3. С. 367—371. (Совместно с В. И. Глызиным, Г. С. Глызиной, А. И. Баньковским).

Перспективы поисковых работ по лекарственным растениям флоры Сибири // Успехи изучения лекарственных растений Сибири: Материалы мужвуз. науч. конф. Томск: Изд-во ТГУ. С. 6—7.

Сапонины сем. *Caryophyllaceae* и их гемолитическая активность // Раст. ресурсы. Т. 8, вып. 3. С. 374—377. (Совместно с Д. Х. Юханановым, А. И. Яцыно, А. Д. Туровой).

Экспедиционная деятельность Всесоюзного института лекарственных растений (к 40-летию со дня основания ВИЛР) // Ресурсы дикорастущих лекарственных растений СССР. М.: ВИЛР. Сб. 2. С. 155—168. (Совместно с И. А. Губановым, А. И. Шретером).

1973. Колючелистники железистый и мелкоголовчатый на Центральном Копетдаге — источники тритерпеновых гликозидов // Изв. АН ТССР. Сер. биол. № 5. С. 48—54. (Совместно с А. С. Мищенко, Д. Х. Юханановым).

О новом виде скерды (*Crepis* L.) с Полярного Урала // Нов. сист. высш. раст. Т. 10. С. 275—276. (Совместно с Л. С. Демидовой).

О распространении плауна *Lycopodium inundatum* L. на территории Азии // Бот. журн. Т. 58, № 6. С. 892—894. (Совместно с В. В. Рудским).

Папоротник мужской // С.-х. энциклопедия. 4-е изд. М.: Сов. энциклопедия. Т. 4. С. 718.

Полынь // Там же. С. 1186—1188.

Флора ДРВ — источник лекарственных растений // Природа. № 9. С. 18—21.

1974. Важнейшие кормовые лишайники гор Путорана и их высотное распределение // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР. Вып. 4. С. 32—38. (Совместно с А. И. Рябчиковой, Н. Б. Гузняковой).

Высотное распределение растений в бассейне озера Сиговое (юг Путораны, Эвенкия) // Тр. НИИ биологии и биофизики при Том. ун-те. Т. 3. Биология. С. 97—103.

Закономерности высотного распределения лишайников на примере гор Путорана (север Средней Сибири) // Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. по вопр. изуч. и освоения флоры и растительности высокогорий. Ставрополь. С. 180—181. (Совместно с А. И. Рябчиковой, Н. Б. Гузняковой).

К исследованию накопления действующих веществ в ядовитых растениях // Вопросы совершенствования племенной работы в животноводстве. Сб. научн. тр. Моск. вет. акад. Т. 76. С. 249—252.

Новинки для флоры гор Путорана (Восточная Сибирь). 2 // Бот. журн. Т. 59, № 2. С. 269—276.

Новые виды *Thymus* L. с гор Путорана (север Средней Сибири) // Сист. заметки гербария им. П. Н. Крылова. Томск: ТГУ. № 85. С. 7—9. (Совместно с Н. К. Быченниковой).

Род *Caryopteris* Bunge в СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 79, вып. 3. С. 129—132.

1975. Гербарий Всесоюзного научно-исследовательского института лекарственных растений // Бот. журн. Т. 60, № 10. С. 1521—1524. (Совместно с Л. С. Демидовой, Н. А. Ларионовой).

Данные к фитохимической оценке флоры гор Путорана (север Средней Сибири) // Исследования лекарственных препаратов природного и синтетического происхождения: Материалы межвуз. науч. конф. Том. мед. ин-та. Томск: ТГУ. С. 137—138. (Совместно с В. Г. Поляковой).

Новинки для флоры юга гор Путорана (Восточная Сибирь). 3 // Бот. журн. Т. 60, № 4. С. 522—527.

Новые таксоны из южной части гор Путорана (Восточная Сибирь) // Там же. С. 507—508.

О дифференциации ботанико-географических поясов и типе поясности Кодара // Тез. III конф. «Флора, растительность и раст. ресурсы Забайкалья и сопредельных областей». Чита. С. 8—10. (Совместно с В. В. Рудским).

Растительность бассейна оз. Някшингда (южная часть гор Путорана) и ее высотное распределение // Тр. Лимнол. ин-та СО АН СССР. Т. 20. Путоранская озерная провинция. Новосибирск: Наука. С. 160—186.

Род *Betula* L. в горах Путорана и его связи с флорой Забайкалья и других районов Сибири // Тез. III конф. «Флора, растительность и раст. ресурсы Забайкалья и сопредельных областей». Чита. С. 10—12.

Чага, березовый гриб // С.-х. энциклопедия. 4-е изд. М.: Сов. энциклопедия. Т. 6. С. 700.

Die Regelmäßigkeiten der Höhenverteilung der Pflanzen in subpolaren Gebirgen des Eurasiens // Abstr. of XII Int. Bot. Kongr. Tl 1. S. 116.

1976. *Artemisia taurica* // Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М.: ГУГК СМ СССР. С. 142, 287; *Centaurium minus*. С. 20—21, 243; *C. pulchellum*. С. 118, 243; *Delphinium confusum*. С. 178, 238; *D. dictyocarpum*. С. 158, 238; *Paeonia anomala*. С. 176—177, 281; *Peucedanum morisonii*. С. 59, 226; *Rubia iberica*. С. 15, 264.

Важнейшие типы пойменных лугов учхоза «Леоновское» и их связь с физико-географическими условиями // Сб. науч. тр. Моск. вет. акад. Т. 88. С. 94—97. (Совместно с В. А. Чижевской, К. В. Бурба).

К систематике секции *Oligosperma* Schischk. рода *Acanthophyllum* C. A. Mey. во флоре СССР // Бюл. МОИП. Сер. биол. Т. 81, вып. 1. С. 88—98. (Совместно с Д. Х. Юханановым).

Очерк растительности южной части гор Путорана (район озер Някшингда, Сиговое, Агата Верхнее) // Природно-ландшафтные основы озер Путорана. Тр. Лимнол. ин-та СО АН СССР. Новосибирск: Наука. Т. 22 (42). С. 68—85.

Пути продвижения растений по данным их современного распространения в горах Путорана и на нижнем Енисее // Ареалы растений флоры СССР. Л.: Изд-во ЛГУ. Т. 3. С. 75—85.

Флора и растительность бассейна озера Тембенчи (Путорана, север Средней Сибири) // VII симпоз. «Биологические проблемы Севера»: Тез. докл. Петрозаводск. С. 139—142.

Флора сосудистых растений бассейна озера Някшингда (юг Путораны) и ее высотное распределение // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука. С. 270—298.

Die Gesetzmäßigkeiten Höhenverteilung der Pflanzen in subpolaren Gebirgen Eurasiens // Feddes Repertorium. Bd 87, Hf 9—10. S. 643—657.

1977. Изменения высотного распределения растений с долготой (Приполярный Урал—Путорана—Верхоянье) // VII Всесоюз. совещ. по вопр. изуч. и освоения флоры и раст. высокогорий: Тез. докл. 5—7 авг. 1977 г. Новосибирск: ЦСБС СО АН СССР. С. 31—33.

Инструкция по сбору и сушке травы и корней с корневищами пиона уклоняющегося // Инструкции, аннотации и другие материалы по применению медицинских средств. М. Вып. 5. С. 41—44.

Предварительные данные о флоре учхоза «Леоновское» и ее хозяйственном значении // Сб. науч. тр. Моск. вет. акад. Т. 92. С. 124—138. (Совместно с В. А. Чижевской и др.).

(Рец.) «Index Holmensis». Ed. H. Tralau. IV. Dicotyledoneae (A—B). Zürich, 1974 («Индекс Холмензис». IV. 1974) // Бот. журн. Т. 62, № 1. С. 140—142. (Совместно с В. И. Чопиком).

1978. Закономерности высотного распределения растений в приполярных горах Евразии // Бот. журн. Т. 63, № 8. С. 1175—1187.

Хемосистематическое исследование видов *Rhodiola* L. // Раст. ресурсы. Т. 14, вып. 2. С. 153—160. (Совместно с Е. А. Красновым, Т. Г. Хоружей).

Экскурсия в природу. Лекарственные растения. М.: Планета. Вып. 3. 25 открыток.

Caryopteris mongholica // Красная книга СССР. М.: Лесн. пром-сть. С. 441; *Peganum nigellastrum*. С. 444.

1979. Генофонд флоры Забайкалья и перспективы его использования // Тез. докл. XIV Тихоокеан. науч. конгр. Комитет А. Секция А. II. Охрана живот. мира и назем. экосистем в разл. геогр. зонах. М. С. 47.

Изменения высотного распределения растений с долготой (Приполярный Урал—Путорана—Верхоянье) // Проблемы ботаники. Т. 14, ч. 1. Флора и растительность высокогорий. Новосибирск: Наука. С. 6—18.

Красная книга СССР и охрана редких и исчезающих видов растений советского Дальнего Востока // Тез. докл. XIV Тихоокеан. науч. конгр. Комитет А. Секция А. II. Охрана живот. мира и назем. экосистем в разл. геогр. зонах. М. С. 48—49. (Совместно с Л. В. Денисовой, Л. С. Белоусовой, С. В. Никитиной).

Red Data Book of USSR and the conservation of rare and endangered species of plants of the soviet Far East // Abstr. of papers of the XIV. Int. Pacif. Congr. Com.

А. М.: Int. Pac. Congr. Ass. P. 48—49. (Совместно с Л. В. Денисовой, Л. С. Белоусовой, С. В. Никитиной).

The genepool of the transbaicalian flora and prospects of its utilization //Там же. P. 47.

1980. Биологически активные соединения растений флоры Сибири // III Всесоюз. съезд фармацевтов: Тез. докл. Кишинев, 14—17 окт. 1980 г. Кишинев: Тимпул. С. 189. (Совместно с Е. А. Красновым, Л. А. Демиденко, Н. М. Пирожковой и др.).

Высотное распределение растений в горах Путорана. Л.: Наука. 252 с.

Закономерности высотного распределения растений на Приполярном Урале // Продуктивность и рациональное использование растительности Урала. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР. С. 35—73.

Фармакологическая оценка *Androsace septentrionalis* L. // Раст. ресурсы. Т. 16, вып. 1. С. 129—134. (Совместно с Н. М. Пирожковой, Е. А. Красновым, Н. В. Васильевым, В. К. Горшковой).

1981. О принципах охраны полезных растений (на примере лекарственных растений) // Раст. ресурсы. Т. 9, вып. 2. С. 272—281. (Совместно с Л. В. Денисовой, А. П. Пошкурлат).

Флора бассейна озера Северное на юго-западе гор Путорана (север Средней Сибири) // Бот. журн. Т. 66, № 7. С. 943—957. (Совместно с А. М. Лазаревым).

1982. Новый вид полевицы (*Agrostis* L., *Poaceae*) из бассейна Колымы // Нов. сист. высш. раст. Т. 19. С. 4—6. (Совместно с А. П. Хохряковым).

Особенности высотного распределения растений в условиях резко континентального климата (на примере Западного Верхоянья) // Пространственная структура экосистем. Л.: Изд-во ГО СССР. С. 83—95.

Особенности континентальных и приморских конкретных флор и их высотного распределения в Магаданских горах // Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. по изуч. и освоению флоры и растительности высокогорий. I. Флора. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР. С. 28.

Поясность растительности в бореальной зоне СССР и специфика высокогорных поясов // Там же. II. Растительность высокогорий. С. 25. (Совместно с П. Л. Горчаковским).

Распределение флоры в горах материковых и приморских районов Магаданской области // Тез. докл. VII сес. Дальневост. регион. науч. Совета по пробл. АН СССР «Биол. основы рациональн. использ. преобраз. и охраны раст. мира». Петропавловск-Камчатский: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 64.

Редкие и характерные растительные сообщества Комсомольского госзаповедника // Инвентаризация, методы исследования и охрана редких растительных сообществ. Ч. II. Сб. тез. М.: Деп. в ВИНИТИ. С. 272—273. (Совместно с Т. Ф. Шелестовой).

Редкие и характерные растительные сообщества южной части Якутии // Охрана редких растительных сообществ. М.: ВНИИ природа. С. 10—17. (Совместно с М. Л. Шелгуновой).

1983. Высотное распределение и задачи охраны сосудистой флоры в горах Камчатки (на примере Кроноцкого заповедника) // Тез. докл. X Всесоюз. симпоз. «Биол. проблемы Севера». Магадан: Изд-во Ин-та биол. проблем Севера. Ч. 1. С. 1.

Моховые аянские ельники в восточной части хребта Тукурингра // Бот. журн. Т. 68, № 9. С. 1197—1206. (Совместно с Н. Н. Стецурой).

О флоре и растительности бассейна озера Нижнее Тембенчи (Путорана, север Средней Сибири) // Эколого-ценотические и географические особенности растительности (к 100-летию памяти В. В. Алехина). М.: Наука. С. 135—157.

Artemisia taurica // Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М.: ГУГК СМ СССР. С. 142, 287; *Centaurium minus*. С. 142, 287; *C. pulchellum*. С. 118, 243; *Delphinium confusum*. С. 178, 238; *D. dictyocarpum*. С. 158, 238;

Paeonia anomala. С. 176—177, 281; *Peucedanum morisonii*. С. 59, 226; *Rubia iberica*. С. 15, 264.

Род *Dactylorhiza* Nevski — Пальчатокоренник // Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР. Атлас. Л.: ЛГУ. С. 23—28; рис. 26—28, 30, 32. (Совместно с Е. В. Барановой, Г. А. Копаневой, И. Ф. Мусаевым).

Род *Ephedra* L. — Эфедра (Хвойник) // Там же. С. 6—10; рис. 5. (Совместно с И. Ф. Мусаевым, И. А. Шретер).

Род *Lycopodium* L. — Плаун // Там же. С. 14—16; рис. 13, 15. (Совместно с О. В. Журбой, В. В. Рудским, Н. А. Спасской).

Род *Orchis* L. — Ятрышник // Там же. С. 28—29. (Совместно с Е. В. Барановой, Г. А. Копаневой, И. Ф. Мусаевым).

1984. Анализ флористических смен от Хибин к хр. Колымскому на основе данных высотного распределения видов // Тез. докл. Всесоюз. конф. «Раст. покров высокогорий и пробл. арктоальп. флорист. связей». Апатиты: Кольск. ФАН СССР. С. 62—63.

К проблеме совмещения использования и охраны лекарственных растений // Ресурсы дикорастущих лекарственных растений СССР. Сб. науч. тр. М.: Изд-во ВИЛР. С. 61—70. (Совместно с В. Ф. Сотник).

Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. 2-е изд. М.: Лесн. пром-сть. Т. 2. 479 с. (Совместно с М. Л. Шелгуновой и др.; всего 46 видов).

Некоторые аспекты рационального использования и охраны растительных ресурсов Крайнего Севера в связи с интенсификацией его освоения // Тез. Всесоюз. совещ. Петропавловск-Камчатский: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 10—12. (Совместно с Н. Г. Васильевым).

Новый вид мятлика (*Poa* L., *Poaceae*) с Колымского хребта // Нов. сист. высш. раст. Т. 21. С. 23—24.

Реально ли совмещение использования и охраны лекарственных растений? // I Республ. конф. по мед. ботанике: Тез. докл. Киев: Наук. думка. С. 17—18.

Рекомендации по охране лекарственных и родственных им растений. М.: ВНИИ природа. 51 с.

1985. Горные моховые лиственничники в Зейском государственном заповеднике (хр. Тукурингра) // Бот. журн. Т. 70, № 2. С. 221—231. (Совместно с Н. Н. Стецурой).

Дербенник // Лесная энциклопедия. М.: Сов. энциклопедия. Т. 1. С. 248—249.

Марена красильная грузинская // Правила сбора и сушки лекарственных растений. М.: Медицина. С. 162—164.

Пион уклоняющийся // Там же. С. 194—197.

Холодные гольцовые пустыни в приполярных горах северного полушария. М.: Наука. 78 с.

Экологические аспекты вертикальной дифференциации растительного покрова в бореальных высокогорьях // Экология. № 3. С. 12—20. (Совместно с П. Л. Горчаковским).

1986. Особенности высотного распределения флоры в районах с приморским и континентальным климатом Магаданской области (Колымский хребет) // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука. С. 61—65.

1987. Вопросы систематики рода *Androsace* (*Primulaceae*) // Бот. журн. Т. 72, № 7. С. 948—959. (Совместно с Н. М. Пирожковой).

Новые виды *Poa* L. и *Elytrigia* Desv. (*Poaceae*) // Нов. сист. высш. раст. Т. 24. С. 18—21.

Новый вид одуванчика (*Taraxacum* Wigg., *Asteraceae*) // Там же. С. 203—204.

Опыт организации и проведения учета запасов лекарственных растений в Киргизской ССР // Раст. ресурсы. Т. 23, вып. 2. С. 262—274. (Совместно с В. Г. Клязникой, О. Л. Лукьяновым).

Растительный покров у газовых скважин на западном побережье Ямала (окрестности пос. Харасавэй) // Вопросы охраны редких видов и фитоценозов. М.: ВНИИ природа. С. 121—131. (Совместно с А. М. Шебеко).

1988. Астрагал колючковый *Astragalus arnacantha* Bieb. // Красная книга РСФСР. Т. 2. Растения. М.: Росагропромиздат. С. 175—176. (Совместно с М. Л. Шелгуновой); Безвременник осенний *Colchicum autumnale* L. С. 142; Бубенчик якутский *Adenophora jacutica* Fed. С. 114. (Совместно с М. Л. Шелгуновой); Гимноспермиум алтайский *Gymnospermium altaicum* (Pall.) Spach. С. 85—86; Живокость пунцовая *Delphinium puniceum* Pall. С. 392—393; Живокость укокская *D. ukokense* Serg. С. 393—394; Звездчатка Мартьянова *Stellaria martjanovii* Kryl. С. 134—135; Редовския двоякоперистая *Redowskia sophiifolia* Cham. et Schlecht. С. 110—111. (Совместно с М. Л. Шелгуновой); Смеловския неожиданная *Smelowskia inopinata* (Kom.) Kom. С. 111—112; Солодка Коржинского *Glycyrrhiza korshinskyii* Grig. С. 191; Терескен ленский *Ceratoides lenensis* (Kumin.) Jurtz. et R. Kam. С. 138—139. (Совместно с М. Л. Шелгуновой); Тонконог Караваева *Koeleria karavajevii* Govor. С. 358.

Геоботаническая характеристика хребта Тукурингра (Амурская область) на ландшафтно-генетической основе // Бот. журн. Т. 73, № 9. С. 1290—1302. (Совместно с Н. Н. Стецурой).

Динамика сегетальных видов в условиях урбанизируемого ландшафта // Тез. Всесоюз. совещ. «Агрофитоценозы и экологические пути повышения их стабильности и продуктивности». Ижевск: Изд-во Удмурт. ун-та. С. 136—138. (Совместно с М. Л. Шелгуновой).

Картирование и принципы охраны редких видов лекарственных и родственных им растений // Тез. докл. II респ. конф. по мед. ботанике. Киев. С. 67. (Совместно с М. Л. Шелгуновой).

Леонид Николаевич Соболев (1902—1986 гг.) // Охрана и рациональное использование фауны и экосистем Енисейского Севера. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 113—116. (Совместно с Е. Е. Сыроечковским, Э. В. Рогачевой, Б. И. Шефтелем, И. Н. Янковской).

Материалы по флоре бассейна р. Варламовки (правобережье среднетаежного Енисея) // Там же. С. 156—183. (Совместно с А. М. Шебеко, Б. И. Шефтелем).

Центральносибирский биосферный заповедник: комплексная эколого-географическая характеристика // Там же. С. 5—41. (Совместно с Е. Е. Сыроечковским, Э. В. Рогачевой, М. А. Жуковым и др.).

Охрана малочисленных и сокращающихся видов лекарственных и родственных им растений. Обзор. информ. М.: ВНИИ СЭНТИ. Вып. 2. 52 с.

Растения и средства для профилактики и лечения аденомы предстательной железы // Раст. ресурсы. Т. 24, вып. 4. С. 615—621. (Совместно с В. М. Жуковым, А. Б. Николаевым).

Результаты долговременного мониторинга и перспективы сохранения урбанизируемой флоры (на примере конкретной флоры усадьбы Знаменское) // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. VIII Делег. съезда ВБО. Алма-Ата. С. 424. (Совместно с М. Л. Шелгуновой).

1989. Ключ для определения видов рода проломник (*Androsace* L., *Primulaceae*) флоры СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 26. С. 129—132.

Охраняя, использовать // Природа. № 10. С. 40—45. (Совместно с М. Л. Шелгуновой).

Распространение нарцисса в Средней Азии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 94, № 6. С. 80—85. (Совместно с С. А. Хамидходжаевым).

Тенденции сдвигов в адвентивной флоре при урбанизации в подзоне широколиственных лесов // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М.: МОИП. С. 34—35. (Совместно с М. Л. Шелгуновой).

СПИСОК КНИГ, ВЫШЕДШИХ ПОД РЕДАКЦИЕЙ В. Б. КУВАЕВА

Петров А. М. Лагерно-пастбищное содержание скота и зеленый конвейер — в колхозы Якутии. Якутск, **1954.** 38 с.

Ибрагимов Ф. И., Ибрагимова В. С. Основные лекарственные средства китайской медицины. М.: Медгиз, **1960.** 412 с. (Участие в редактировании отражено в предисловии).

Материалы по растительности Якутии. Л.: Изд-во АН СССР, **1961.** 295 с.

Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей. Чита, **1975.** 179 с.

Красная книга СССР. Ч. IV. Растения. М.: Лесн. пром-сть, **1978.** С. 173—451.

Шретер А. И., Муравьева Д. А., Пакалн Д. А., Ефимова Ф. В. Лекарственная флора Кавказа. М.: Медицина, **1979.** 368 с.

Хохряков А. П. Флора Магаданской области. М.: Наука, **1985.** 397 с.

Турова А. Д., Сапожникова Э. Н., Вьен Дыок Ли. Лекарственные растения СССР и Вьетнама. М.: Медицина, **1987.** 452 с.

СПИСОК ИЗОБРЕТЕНИЙ В. Б. КУВАЕВА

Сушилка лекарственного сырья от выхлопных газов автомашины. ВНИИ лекарственных и ароматических растений, удостоверение на рац. предложение № 4 от 9 III 1961 г.

Сырье для получения эхинопсина. Госкомизобретений и открытий. А. с. № 187235 от 29 VII 1966 г. с приоритетом от 10 VI 1965 г. (Совместно с А. И. Баньковским, И. А. Губановым, Г. М. Коляскиной).

Способ получения пентаозида примулагенина. Госкомизобретений и открытий. А. с. № 1185836 от 15 VI 1985 г. с приоритетом от 9 IV 1984 г. (Совместно с Н. М. Пирожковой, П. К. Кинтей, М. Н. Мац, В. В. Корховым).

Способ получения препарата, обладающего противосудорожным действием. Приоритетная справка № 4721200/014—98590 от 19 VII 1989 г. (Совместно с А. Е. Красновым).

Е. Е. Сыроечковский, Н. Г. Васильев, Э. В. Рогачева, Б. И. Шефтель.

Институт эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР, Москва,

Московская Сельскохозяйственная академия.

Получено 11 V 1989.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47Г57) : 581.55
©

ПАМЯТИ ВЕРЫ ДАНИЛОВНЫ АЛЕКСАНДРОВОЙ (30 VIII 1910—16 I 1989)

B. A. YURTSEV, I. YU. SUMERINA. TO THE MEMORY OF VERA DANILOVNA ALEKSANDROVA (30 VIII 1910—16 I 1989)

16 января 1989 г. ушла из жизни Вера Даниловна Александрова, один из крупнейших знатоков растительности Арктики, яркий, одаренный и высокоэрудированный исследователь-геоботаник с широкой международной известностью.

В. Д. Александрова родилась в 1910 г. в Петербурге в семье педагогов. В 1932 г. окончила Биологический факультет Ленинградского университета по специальности «геоботаника». Студенткой 3-го курса в 1931 г. участвовала в экспедиции на Новую Землю, занималась обследованием оленьих пастбищ, в 1932 г. опубликовала свою первую статью, посвященную летним кормам северного оленя.

По окончании университета В. Д. работала научным сотрудником Всесоюзного арктического института (с 1932 по 1937 г.), затем — в Институте полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства (с 1937 по 1938 г.). С этим периодом связаны экспедиции в Арктику с зимовками: в 1932—1933 гг. — на Новую Землю, в 1934—1935 гг. — на Таймыр и северо-восток Среднесибирского плато (р. Попигай).

После кратковременной работы в Лабинской экспедиции Гипролестранса (1939 г.) и во Всесоюзном институте растениеводства (1939—1940 гг.), где В. Д. опубликовала сводку «Кормовая характеристика растений Крайнего Севера» (1940), она поступила старшим лаборантом на кафедру геоботаники Ленинградского университета. Война застала В. Д. научным сотрудником университетского заповедника «Лес на Ворскле» в Курской обл. С приближением фронта она перешла в Хоперский заповедник (Воронежская обл.), где, наряду с общим описанием растительности, занималась изучением биологии травзадернителей грунтовых аэродромов.

Вернувшись в 1945 г. в Ленинград, В. Д. поступила в аспирантуру Арктического научно-исследовательского института (ныне ААНИИ — Научно-исследовательский институт Арктики и Антарктики) и в 1948 г. успешно защитила кандидатскую диссертацию на тему «Растительность Южного острова Новой Земли между 70°56′ и 72°15′ с. ш.» (опубликована в 1956 г. в серии «Растительность Крайнего Севера и ее освоение»).

С августа 1949 по 1953 г. В. Д. в качестве сотрудника Института леса АН СССР участвовала в Комплексной экспедиции АН СССР по вопросам полезащитного лесоразведения: обследовала растительность крупного участка лесополосы Воронеж—Ростов-на-Дону и Волго-Манычского междуречья. Результаты этой работы отражены в серии публикаций, где много внимания уделено комплексности растительного покрова в степных лесонасаждениях.

Поступив в 1953 г. в Отдел геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), с которым связана вся ее дальнейшая научная и научно-общественная деятельность, В. Д. возглавила в 1954—1955 гг. геоботаническое обследование целинных земель в равнинной части Алтайского края в рамках Особой комплексной экспедиции АН СССР.


В. Д. Александрова, 1950-е годы.

Войдя в состав созданного в это время Б. А. Тихомировым сектора Севера отдела геоботаники, В. Д. вернулась к детальному и разностороннему изучению растительного покрова высокой Арктики. В 1956 г. она участвует в экспедиции ААНИИ на о-в Большой Ляховский (Новосибирские острова), в 1959 г. — на о-в Земля Александры (архипелаг Франца-Иосифа). В начале 60-х годов она посещает восточноевропейскую лесотундру (стационар БИН «Сивая Маска»), в 1966 г. — западный Таймыр (Тарейский стационар БИН).

В 1964 г. под ее редакцией и при ее решающем авторском участии выходит 2-е, полностью переработанное и значительно расширенное издание сводки «Кормовая характеристика растений Крайнего Севера». Но основное внимание В. Д. уделяет проблеме зональности растительного покрова высокоширотной Арктики, в частности разграничению полосы (подзоны) арктических тундр тундровой области (зоны) от области (зоны) полярных пустынь на основе разностороннего изучения состава, надземной и подземной структуры, фенологии, динамики и продуктивности сообществ.

Отграничению «полярных пустынь» как особого типа растительности посвящены ее статьи в журнале «Природа» (1950) и доклад на II Делегатском съезде Всесоюзного ботанического общества в 1957 г. (тезисы опубликованы). Вразрез со взглядами известного геоботаника-тундроведа Б. Н. Городкова, обосновавшего понятие «полярнопустынный тип растительности» на примере о-ва Врангеля и о-ва Котельного, В. Д. резко сузила объем этого понятия, ограничив полярные (арктические) пустыни территориями, где на плакорах сосудистые растения уже не смыкаются даже в подземной сфере, уступая доминирующую роль мхам, лишайникам и почвенным водорослям, и где из состава сосудистых растений полностью выпадают кустарнички. «Классические районы полярных пустынь» (согласно концепции Городкова) — острова Врангеля, Котельный и прочие острова Новосибирского архипелага — были исключены из области полярных пустынь.

В 1964 г. В. Д. успешно защитила докторскую диссертацию (в форме научного доклада по совокупности опубликованных работ) на тему: «Арктические тундры СССР». В 1974 г. она выступила на XXIX Комаровских чтениях (БИН) с докладом «Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики», опубликованным в виде монографии в 1977 г., а в 1980 г. изданным в Англии на английском языке. В 1983 г. вышла из печати монография В. Д. Александровой «Растительность полярных пустынь СССР», которая в 1988 г. также была издана на английском языке в Англии и получила в высшей степени доброжелательный отзыв.[1]

---

[1] S. A. Edlund. Vegetation of the Soviet polar desert. By V. D. Aleksandrova. [Rev.] // Arctic. 1989. Vol. 42, N 4. P. 378—379.

В 1960 г. В. Д. переходит во вновь созданную лабораторию общей геоботаники (руководимую Е. М. Лавренко), которая с 1967 г. влилась в лабораторию географии и картографии растительности (с 1970 г. она научный консультант этой лаборатории, до этого — старший научный сотрудник). Сфера научной активности ее с этого времени чрезвычайно расширилась, распространившись на теоретические и методические проблемы фитоценологии. В 1964 г. в серии «Полевая геоботаника» выходит из печати ее обзорная работа «Изучение смен растительного покрова», в 1971 г. — монография «Классификация растительности». В. Д. долгое время возглавляла Комиссию ВБО по классификации растительности, ей принадлежит проект классификации растительности Арктики.

Последняя крупная работа В. Д. (изданная уже после ее кончины) — коллективная монография «Геоботаническое районирование Нечерноземья» (1990 г.), в которой она и основной автор.

Перу В. Д. Александровой принадлежит свыше 100 опубликованных научных и научно-популярных работ, в том числе 3 монографии (2 переведены на иностранный язык) и 3 научно-популярные книги.

Лейтмотивом научного творчества В. Д. было изучение растительного мира Арктики, в особенности высокой Арктики. Для женщины — это не простой выбор. В. Д. была настоящим полярным путешественником, в традициях эпохи освоения Арктики.

Работы В. Д. по растительному покрову Арктики энциклопедически разнообразны: от тонких экологических наблюдений, пионерных исследований биологической продуктивности (надземной и подземной), изучения надземной и подземной структуры сообществ, микросукцессий, фенологии, составления флористических списков — до крупных обобщающих монографий, названных выше и получивших мировую известность. В. Д. — один из наиболее часто цитируемых за рубежом советских авторов-геоботаников.

В. Д. была исследователем классического стиля: ее работы поражают ювелирной проработкой материала, энциклопедическим охватом вопроса и всей литературы.

Кульминация научной и научно-общественной деятельности В. Д. приходится на 60-е годы — время оттепели в жизни общества, больших исканий и перемен в отечественной науке. Она — на передовом крае развития геоботаники, первой берется за внедрение идей кибернетики на геоботаническую целину, обсуждает соотношение континуума (непрерывности) и дискретности в растительном покрове, проблемы моделирования в фитоценологии. Ведет обширную международную переписку, выступает на семинарах и конференциях, до 5 раз в год оппонирует на защитах диссертаций.

С особой теплотой и признательностью хочется отметить большую и действенную поддержку, которую В. Д. оказала научному росту и утверждению ряда молодых в то время ботаников, в способности и перспективы которых она поверила.

Очень трудно и едва ли возможно сказать о всех сторонах творческой личности В. Д. Мы помним ее поющей в самодеятельном хоре БИН, декламирующей любимые стихи, живо интересующейся всем новым в искусстве.

Жизнь ее была нелегка, порой — жестока к ней. Но женственность всегда сочеталась в ней с зарядом человеческого мужества, помогавшего ей идти вперед.

Такой мы запомнили Веру Даниловну Александрову и никогда не забудем.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ В. Д. АЛЕКСАНДРОВОЙ С 1970 Г.[2]

1970. Динамика мозаичности растительных сообществ пятнистых тундр в арктической Якутии // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Доклады на симпозиуме. Владимир: Изд-во Владимирск. гос. пед. ин-та. С. 5—31.

[2] Список работ В. Д. Александровой, опубликованных с 1932 по 1970 г., помещен в статье: Б. Н. Норин, Н. П. Гуричева, Ж. М. Белорусова. Вера Даниловна Александрова (к 60-летию со дня рождения) // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 11. С. 1699—1704.

Евгений Михайлович Лавренко (к 70-летию со дня рождения и 50-летию научной деятельности) // Бот. журн. Т. 55, № 5. С. 735—761. (Совместно с З. В. Карамышевой).

Надземная и подземная масса растений в сообществах разных подзон Арктики // Биологические основы природы Севера. Сыктывкар. С. 13—19.

О методе моделирования в фитоценологии // Бот. журн. Т. 55, № 3. С. 369—375.

Структура и продуктивность растительных сообществ высокоширотной Арктики // Продуктивность биогеоценозов Субарктики (Материалы симпозиума по изучению, рациональному использованию и охране воспроизводимых природных ресурсов Крайнего Севера СССР). Свердловск: Изд-во Уральск. фил. АН СССР. С. 6—8.

The vegetation of the tundra zones in the USSR and data about its productivity // Proceedings of the Conference on Productivity and Conservation in Northern Circumpolar Lands (Edmonton, Alberta, 15—17 October 1969). Morges, Switzerland. P. 93—114.

1971. К истории понятия ассоциации в геоботанике // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука. С. 5—13.

Об объектах биогеоценологии // Бот. журн. Т. 56, № 9. С. 1225—1238.

Опыт анализа структуры растительного покрова на границе фитоценозов пятнистой и бугорковой тундры в Западном Таймыре // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука. С. 185—197.

Опыт определения надземной и подземной фитомассы полярной пустыни на Земле Франца-Иосифа // Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука. С. 33—37.

Представление проекта унификации терминов в учении о биосфере и биогеоценозе // Очередные задачи биогеоценологии и итоги работы биогеоценологических стационаров. Л.: Наука. С. 44—57.

Принципы зонального деления растительности Арктики // Бот. журн. Т. 56, № 1. С. 3—21.

1972. Методика определения запасов и структуры фитомассы тундровых сообществ // Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л.: Наука. С. 60—65. (Совместно с В. Ф. Шамуриным).

Растения-хищники. Изд. 2-е. Л.: Детгиз. 46 с.

Симпозиум «Топология геосистем — 71» Иркутск, 14—18 IX 1971 // Бот. журн. Т. 57, № 6. С. 727—731.

Третье совещание по классификации растительности 19—22 октября 1971 г., Ленинград // Бот. журн. Т. 57, № 7. С. 848—857.

1973. Russian approaches to classification of vegetation // Handbook of Vegetation Science. Part V. Ordination and Classification of Vegetation. The Hague. P. 495—527.

1974. Краткий очерк научной и общественной деятельности // Евгений Михайлович Лавренко. Материалы к библиографии ученых СССР. Серия биологических наук. Ботаника. Вып. 8. М.: Изд-во АН СССР. С. 9—33.

Связь между классификацией растительности и геоботаническим районированием на примере районирования Арктики // IV Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Тез. докл. Львов. С. 3—6.

Special methods of succession analysis in Eurasian tundra vegetation // Handbook of Vegetation Science. Part VIII. Vegetation Dynamics. The Hague. P. 61—64.

Special russian methods in classification of successions // Там же. P. 163—166.

1975. Научная, организационная, педагогическая и общественная деятельность В. Н. Сукачева // Сукачев В. Н. Избранные труды. Т. 3. Проблемы фитоценологии. Л.: Наука. С. 480—494. (Совместно с Е. М. Лавренко).

Продуктивность тундровых сообществ // Ресурсы биосферы. Вып. 1. Л.: Наука. С. 12—24. (Совместно с В. Ф. Шамуриным и Б. А. Тихомировым).

Рослини-хижаки. Київ: Веселка. 48 с.

Творчество советского геоботаника // Доклады Института географии Сибири и Дальнего Востока. Вып. 48. С. 18—23. (Совместно с С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Д. В. Лебедевым, В. В. Липатовой).

Classification, mapping and regionalization of Arctic vegetation // Тезисы докладов, представленных XII Международному ботаническому конгрессу. Л.: Наука. Т. 1. С. 135.

1976. Острова. Растительность // Атлас Архангельской области. М.: ГУГК.

Сукцессия // Большая Советская Энциклопедия. Т. 25. С. 167—168.

1977. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука. 188 с. (Комаровские чтения, 29).

Принципы классификации мозаичных фитоценозов и микрокомбинаций растительности тундровой области // V Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Тез. докл. Новосибирск. С. 3—4.

Структура растительных группировок полярной пустыни о-ва Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука. С. 26—36.

Тундра // Большая Советская Энциклопедия. Т. 26. С. 899—900.

1978. Владимир Николаевич Андреев (к 70-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 63, № 2. С. 304—307. (Совместно с Р. П. Щелкуновой).

Вопросы геоботанического картографирования на пятом Всесоюзном совещании по классификации растительности // Геоботаническое картографирование 1978. Л.: Наука. С. 58—61.

Пятое Всесоюзное совещание по классификации растительности // Бот. журн. Т. 65, № 11. С. 1710—1718.

Растительный покров тундровой зоны и его рациональное использование и охрана // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 2. М.: ВИНИТИ АН СССР. С. 66—129.

1979. Проект классификации растительности Арктики // Бот. журн. Т. 64, № 12. С. 1715—1730.

1980. Арктические тундры // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. С. 44—52.

Значение работ Б. Н. Городкова для развития тундроведения. // Бот. журн. Т. 65, № 11. С. 1513—1522.

Полярные пустыни // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. С. 23—27.

The Arctic and Antarctic: their division into geobotanical areas. London; New York; New Rochelle; Melbourn; Sydney: Cambridge University Press. 247 p.

Russian approaches to classification of vegetation // Classification of plant communities. Hague et al. P. 167—200.

1981. Открытые растительные группировки полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) и их классификация // Бот. журн. Т. 66, № 5. С. 636—649.

Geobotanical division of the Soviet Arctic // Tundra Ecosystems: a comparative analysis. Cambridge Univ. Press. P. 25—34. (Совместно с В. Н. Андреевым).

Phytomass and primary production of tundra vegetation communities, USSR // Там же. P. 227—238. (Совместно с Б. А. Тихомировым, В. Ф. Шамуриным).

1982. О некоторых аспектах флористической классификации растительности // Бот. журн. Т. 67, № 11. С. 1449—1458.

1983. Растительность полярных пустынь СССР. Л.: Наука. 142 с.

1985. Значение работ В. Б. Сочавы для районирования и картографирования растительности Арктики // Геоботаническое картографирование 1985. Л.: Наука. С. 3—7.

1988. Vegetation of the Soviet Polar Deserts. Cambridge. Cambridge Univ. Press. Studies in Polar research. xü et 228 p.

1989. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л.: Наука. 64 с. (Совместно с С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Н. И. Непомилуевой и др.).

Карта геоботанического районирования Нечерноземья европейской части РСФСР // Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л.: Наука. Вклейка. (Совместно с Т. И. Исаченко, Н. И. Непомилуевой, И. И. Паянской-Гвоздевой, Т. К. Юрковской).

КНИГИ, ВЫШЕДШИЕ ПОД РЕДАКЦИЕЙ В. Д. АЛЕКСАНДРОВОЙ

Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, **1971.** 256 с.

Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, **1979.** 205 с. (Совместно с Н. В. Матвеевой).

Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л.: Наука, **1989.** 64 с., карта. (Совместно с Т. К. Юрковской).

Б. А. Юрцев, И. Ю. Сумерина.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 III 1990.

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ

УДК 061.2 : 58

©

ПО ПОВОДУ ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ «НЕКОТОРЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ О РАБОТЕ ВБО» (Бот. журн. 1989. № 12)

V. F. VOYTENKO. A NOTE ON THE OCCASION OF THE LETTER TO THE EDITORIAL BOARD «SOME NOTES ON THE WORK OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY», THE BOTANICHESKY JOURNAL, 1989, N 12

Хочется поблагодарить редакцию «Ботанического журнала» за публикацию письма тюменских ботаников, в котором выражены озабоченность и справедливая неудовлетворенность сегодняшним состоянием дел во Всесоюзном ботаническом обществе.

Разделяю обеспокоенность авторов и поддерживаю многие их положения и мысли — о перегруженности научных программ делегатских съездов частными сообщениями, об уходе от обсуждения животрепещущих экологических и природоохранных проблем, тревожащих страну и общество, о слишком спокойной и мерной атмосфере наших профессиональных собраний, об отсутствии достаточной конструктивности и действенности принимаемых на съездах и конференциях решений, об инертности выборных органов общества.

Из всех бед, на мой взгляд, главная в том, что ВБО не реализует научный, творческий и профессиональный потенциал своих членов на службу обществу и прогрессу, не ощущается социальной заостренности в его деятельности, его общественно-политическая значимость ничтожна, налицо замкнутость и отстраненность от реальной жизни. Посмотрите, кто бьется за спасение Байкала и Арала? Кто выступал против разрушительного «проекта века» с переброской северных рек? — писатели, публицисты, деятели искусства, отдельные ученые и научные коллективы. А был ли слышен в этом всеобщем протесте профессиональный голос ВБО? Закрадывается мысль, а знают ли вообще в широких массах о существовании нашего научного сообщества? От того, что ВБО не заявляет о себе широко и авторитетно, страдает в первую очередь само общество, его научный потенциал. Свои внутренние важнейшие проблемы ботаники обсуждают лишь в собственном кругу (чаще всего на «секционных посиделках») и не доводят их до суда общественности.

ВБО не выдвинуло своих Лихачевых, которые бы на всю страну заявили о плачевном состоянии национальных гербариев, о дискриминационном положении ботаники в системе Академии наук, об отсутствии современных, а часто даже и элементарных инструментов, и оборудования в ботанических лабораториях, о продолжающемся принижении ботаники в вузовских программах и учебных планах и о других жизненно важных проблемах.

Сейчас по существу мы имеем адекватную ситуацию: какова отдача ботаников обществу, таким же вниманием общество им и отвечает.

Справедливости ради следует, однако, признать, что в самое последнее время в рамках ВБО предприняты важные акции, имеющие серьезное общественное звучание, — создание ассоциации ботаников Поволжья в защиту Волги, послание

Обращения Всесоюзного ботанического общества от имени всех ботаников страны к Верховному Совету и Совету Министров СССР. Эти акции вкупе с активной деятельностью собственного (от ВБО) народного депутата в высшем органе власти страны — первые ростки пробуждения ВБО от застоя, выхода из оцепенения. Надо надеяться, что страна будет слышать голос ботанической общественности, деятельность которой должна быть все более действенной, инициативной, наступательной и решительной.

Теперь относительно оценки в письме содержания и работы «Ботанического журнала». Позиция авторов вызывает здесь серьезное сомнение. В первую очередь нельзя согласиться с общим — неверным и несправедливым — посылом, содержащимся в письме: достойны публикации лишь интересные и нужные для широких масс материалы. Такая позиция ложна. Принцип должен быть как раз противоположным — каждый профессионально-работающий в науке специалист должен иметь законное право на публикацию результатов своих исследований независимо от того, представляют ли они интерес для широких масс или лишь для узкого круга ученых. Критикуемая позиция смогла оформиться лишь в условиях нашей общей бедности, в частности на фоне нищенского существования нашей биологической науки.

Непритесняемое право свободной публикации всех результатов научной деятельности реально используется учеными во всех цивилизованных и развитых странах. Хорошо известно, что в США, например, объем ботанической периодики завидно внушителен: это целая серия журналов практически по всем крупным таксономическим группам (отдельно по водорослям, грибам, мхам, лишайникам, папоротникам, орхидным, кактусовым и т. п.); это ряд журналов, специализирующихся по основным разделам ботанической науки — морфологии, цитологии, экологии, флористики и особенно систематики; целая группа ботанических журналов региональных, университетских, принадлежащих отдельным обществам, и это не принимая во внимание огромное количество общебиологических и универсальных ботанических изданий типа «American Journal of Botany», «Botanical Gazette», «The Botanical Review» и др. Кроме того, надо иметь в виду, что у зарубежных ученых в силу разных причин имеются еще почти неограниченные возможности публиковать свои работы в международных журналах и журналах других стран.

На этом богатейшем фоне существование у нас по существу единственного всесоюзного ботанического издания в лице «Ботанического журнала» просто угнетает. Наш журнал вынужден выполнять функцию универсального научного издания. И это не вина журнала, а его беда, что он не может удовлетворить запросы всех потенциальных читателей и печатать кроме строго научных материалов еще обширную и разнообразную хронику, тем более, как это предлагают авторы — «о деятельности обществ защиты природы, о проблемах озеленения городов» и т. п. Авторы по существу упрекают журнал в том, что он не справляется с задачами, которые в других странах выполняют десятки специальных научных и еще большее количество научно-популярных изданий. В этих условиях толкать журнал на путь соединения научности и популярности вряд ли целесообразно и, думаю, не корректно.

И вот здесь перед ВБО должна быть поставлена жизненно важная проблема — мотивировать, убеждать «власть имущих» и отстаивать твердую позицию о расширении круга ботанической периодики в стране. Это еще одно важнейшее поле деятельности ВБО и всей ботанической общественности. Необходимо бороться за крутой перелом и коренную реорганизацию дела издания научной периодики. Революционные изменения дела должны лежать на реальном пути объединения усилий и ресурсов разных ведомств, расходуемых на издания «Ученых записок», «Научных трудов», ведомственных тематических сборников, и направления их на создание нескольких всесоюзных научных изданий, в том числе и с ботанической проблематикой. На мой взгляд, в первую очередь назрела

необходимость в создании таких журналов, как «Морфология растений», «Фитоценология», «Репродуктивная биология растений», «Экология растений» и ряда других. Обновление всех сторон нашей жизни не должно пройти мимо и этой «многострадальной» темы. И члены ВБО должны помочь в этом.

В заключение хотелось бы выразить уверенность, что письмо, которым двигало неравнодушное перо, найдет понимание со стороны многих коллег-ботаников, которые откликнутся на его размышления и этим расширят круг «больных» тем и проблем, накопившихся в нашем ботаническом сообществе, а равно и в целом в отечественной ботанической науке.

В. Ф. Войтенко.

Ульяновское отделение ВБО.

Получено 2 III 1990.

УДК 061.2 : 58

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 8

В РЕДКОЛЛЕГИЮ БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА (ПО ПОВОДУ ПИСЬМА В. Ф. ВОЙТЕНКО)

B. A. YURTSEV. TO THE EDITORIAL BOARD OF THE BOTANICHESKY JOURNAL (ON THE OCCASION OF THE LETTER BY V. F. VOITENKO)

Очень хорошо, что вопросы, затронутые в письме тюменских ботаников, получили неравнодушный заинтересованный отклик.

Тезис о том, что ботаники недостаточно активно отстаивают решающее значение своей науки в век экологического кризиса биосферы, справедлив. Это не означает, что ботаники равнодушны к этим вопросам (вопросам жизни и смерти своей науки), но голоса их не выходят за рамки профессиональных собраний и изданий и не слышны на общесоюзной арене. На все есть свои объективные и субъективные причины, но от этого не легче.

Согласен и с тезисом о необходимости расширения круга ботанических периодических изданий и о том, что «Ботанический журнал» не должен превращаться в популярно-публицистическое издание (можно ставить вопрос о специальном научно-популярном журнале — или ежегоднике — ботанического содержания).

«Стратегическая» задача ботаников страны — доказать обществу и государству, что популярный у нас технократический подход к решению остроактуальных практических проблем экологии однобок и недостаточен, что глобальные и региональные проблемы экологии не могут быть решены без адекватного вклада в сохранение, неистощительное использование и там, где необходимо, восстановление растительного мира и растительного покрова как основной производительной силы биосферы; что без неотложного решения этих вопросов экономика страны не выйдет из кризисного состояния. «Ботанический журнал» как единственное общеботаническое периодическое издание страны мог бы взять на себя функцию организации широкого обсуждения этих жизненно важных вопросов (разумеется, не в ущерб своим основным функциям).

Ко всем показателям тяжелого положения отечественной ботаники в последние годы добавилась невозможность координации ботанических исследований, распыленных в стране по многочисленным ведомствам и программам.

Уместно добавить, что «Обращение ВБО к Верховному Совету и Совету Министров СССР», опубликованное в «Ботаническом журнале», № 3, 1990 г., на этот раз дошло до адресатов, и по их предложению 23 января 1990 г. председате-

лем Государственного комитета СССР по охране природы Н. Н. Воронцовым было проведено обсуждение основных положений Обращения (с участием представителей Президиума АН СССР, Отделения Общей биологии и ВБО). Все основные тезисы Обращения признаны справедливыми; поставлен вопрос о принятии специального решения Правительства; Президиумом ВБО совместно с Ботаническим институтом АН СССР разработаны предложения для такого решения. 12 мая с. г. Советом Министров СССР дано поручение Государственному Комитету СССР по охране природы совместно с АН СССР, ГКНТ и Гособразованием подготовить проект соответствующего Постановления. Поэтому сейчас особенно важна активная позиция ботаников на общесоюзной арене.

Б. А. Юрцев.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 III 1990.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

1 р. 90 к.

Индекс
70056

В 1990 г. Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР издает следующие книги:

1. **Шереметьев С. Н., Жаргалсайхан Л.** Экология водного режима степных растений Монголии. Отв. ред. д. б. н. Ю. В. Титов. Авт. л. 7. Тираж 600 экз.

Монография является одной из немногих попыток количественного анализа сезонной динамики элементов водного режима степных растений Монголии в связи с факторами среды. Книга рассчитана на экологов, геоботаников и физиологов растений.

2. Фисташка в Бадхызе. Отв. ред. д. б. н., чл.-корр. АН ТаджССР Р. В. Камелин. Авт. л. 20. Тираж 600 экз.

Коллективная монография является продолжением публикаций по результатам многолетних стационарных исследований БИН АН СССР в фисташниках Бадхызского заповедника. Книга рассчитана на ботаников, почвоведов, зоологов и географов широкого профиля.

3. **Паянская-Гвоздева И. И.** Структура растительного покрова северной тайги Кольского полуострова. Отв. ред. д. б. н. Т. К. Юрковская. Авт. л. 10. Тираж 500 экз.

На примере модельной территории рассматриваются теоретические и методические вопросы изучения пространственной структуры растительного покрова северотаежной территории Кольского полуострова. Книга рассчитана на геоботаников, био- и физикогеографов и картографов.

4. **Титов Ю. В., Печенюк Е. В.** Динамика травяной растительности поймы реки Хопер. Отв. ред. д. б. н., чл.-корр. АН ТаджССР Р. В. Камелин. Авт. л. 10. Тираж 600 экз.

Анализируется динамика степной, луговой и водной растительности (период 1978—1987 гг.) на основе изучения реакции видов и сообществ на изменения погодных условий, гидрологического режима Хопра, на сенокошение и заповедание. Даны рекомендации по охране травяной растительности поймы в заповедниках. Книга представляет интерес для геоботаников, фитоценологов и специалистов по охране природы.

Книги будут распространяться только по предварительным заказам.

Для получения книги почтой заказы просим направлять по адресу: 197022, Ленинград, ул. проф. Попова 2, БИН АН СССР, РИСО.

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал, 1990, Т. 75, № 8, 1049—1208